UNIVERSITÉ DE LIÉGE
BELGIQUE

Vol. 16 1939.

ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
de Ray. BOUILLENNE

1. L. DELARGE : Cultures de méristèmes radiculaires in vitro. Les milieux réputés complets et les variations individuelles (Deuxième note).
2. P. PRÉVOT : Production expérimentale de bourgeons sur les feuilles de « Bégonia Rex » non isolées de la plante : action de la colombine.
3. L. DELARGE : Croissance et ramification des racines cultivées isolément.
4. A. WILLAM : Action des phytohormones sur le développement des plantules de la Betterave sucrière (Note préliminaire).
5. RAY. BOUILLENNE : P. KRONACHER, J. de ROUBAIX : Note préliminaire sur les étapes du cycle végétatif de la Betterave sucrière.
6. P. PRÉVOT : La photosynthèse.
7. RAY. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND : Teneur en auxines des plantules et hypocotyles inanitiés de « Impatiens Balsamina » L. en rapport avec l'organogenèse des racines.
8. J. MOUREAU : Contribution à l'étude des facteurs organogénétiques de la néoformation des racines chez les plantes supérieures.
9. J. MOUREAU : Etude de l'action de l'hétéroauxine sur la rhizogenèse chez « *Coleus* » en rapport avec le nombre de feuilles et l'action de la lumière.
10. L. TINBERGHEN : Observations sur l'évaporation de la végétation d'une tourbière dans les Hautes Fagnes de Belgique (Mémoire).
11. RAY. BOUILLENNE : Pénétration dans les cellules « d'Allium Cepa » des sels ammoniques d'acides gras à différents p. H.
12. RAY. BOUILLENNE, P. KRONACHER, J. de ROUBAIX : Etapes morphologiques et chimiques dans le cycle végétatif de la Betterave sucrière (Mémoire).

Editions E. DEHANTSCHUTTER
LIÉGE

1940

UNIVERSITY OF ARIZONA 1946 LIBRARY

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

AVIS

Pendant les mois tragiques de novembre-décembre 1944 et les premiers mois de 1945, les bombes volantes ont fortement éprouvé la ville de Liége. C'est ainsi que les serres de l'Institut de Botanique de l'Université de Liége ont été complètement détruites et que nos précieuses collections de plantes ont été anéanties. En même temps, la maison de l'imprimeur où se trouvaient les exemplaires du volume 16 des Archives de l'Institut de Botanique de l'Université de Liége a été sinistrée.

Il en est résulté que, par suite de ces circonstances indépendantes de notre volonté, la présentation du volume 16 n'a pu être aussi soignée que celle des volumes précédents.

Nous nous en excusons auprès de nos lecteurs et de nos correspondants qui comprendront certainement les difficultés que nous avons dû surmonter pour la parution de notre nouveau volume.

AVERTISSEMENT

Le volume 16 et les volumes suivants des « **ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE** » ne contiendront plus les fascicules (Bulletins et Mémoires) des Botanistes Liégeois « Lejeunia ». Cette revue y fut introduite à partir du volume 13 (1935), à la demande de M. le Prof. MONOYER et elle fut distribuée gracieusement à nos correspondants.

M. le Prof. MONOYER, pour des raisons personnelles, désire assumer seul la responsabilité des articles et mémoires publiés par *Lejeunia*, dont il est le Directeur Scientifique. Il assurera dorénavant, lui-même, la distribution de cette revue.

REMARQUE IMPORTANTE.

Afin d'éviter toute confusion entre le service d'échanges des ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE et « LEJEUNIA », nous attirons l'attention de nos correspondants sur le fait que leurs précieuses collections sont déposées dans la Bibliothèque générale de l'Institut de Botanique.

Nous désirons vivement que ces collections puissent être complétées régulièrement.

Pour cette raison, nous attirons l'attention de nos correspondants sur la nécessité de continuer à envoyer tous échanges et lettres UNIQUEMENT à l'adresse suivante :

Dr. P. PRÉVOT, Secrétaire des Archives de l'Institut Botanique de l'Université de Liége
3, rue Fusch, LIÉGE (Belgique)

CULTURE DE MÉRISTÈMES RADICULAIRES IN VITRO.

LES MILIEUX RÉPUTÉS COMPLETS ET LES VARIATIONS INDIVIDUELLES

(Deuxième Note)

par **L. DELARGE.**

Licencié en sciences botaniques

Presque tous les travaux publiés jusqu'à ce jour sur la culture de méristèmes radiculaires *in vitro* sont orientés vers la recherche d'une ou de formules de milieu permettant le développement illimité de racines isolées.

Depuis les publications préliminaires de KOTTE,W. (1922) et ROBBINS, W. J. (1922), de magnifiques résultats ont été obtenus (1). Les chercheurs se sont efforcés d'améliorer de plus en plus le rendement de leurs cultures.

C'est à WHITE P. R. (1934) qu'il appartint de réaliser, le tout premier, la croissance illimitée, *in vitro*, de racines en solutions minérales glucosées pourvues d'extrait de levure ; poursuivant son étude, cet auteur est parvenu à établir (1937), à partir de corps chimiques parfaitement connus, la composition d'un milieu complet pour les racines isolées de *Lycopersicon esculentum* Mill. (= Solanum lycopersicum).

Ces remarquables résultats ont été complétés par ceux de ROBBINS, W. J. et SCHMIDT, M. B. (1938) tandis que BONNER, J. et ADDICOTT, FR. (1937) cultivaient semblablement les racines du *Pisum*. Récemment enfin (1938) WHITE P. R. vient de montrer qu'il est possible de faire croître, en laboratoire, les racines isolées de diverses Dicotylées : *Raphanus sativus, Brassica nigra, Medicago sativa, Trifolium repens, Trifolium pratense, Vicia sp., Petunia violacea*, etc ...

On peut donc aujourd'hui cultiver indéfiniment *in vitro*, à partir d'un même fragment initial, les racines de diverses plantes dans un milieu synthétique complè-

---

(1) Pour l'historique de la culture des méristèmes on consultera WHITE, P. R. (1931 et 1936) et GAUTHERET R. J. (1935).

tement connu (1) comme s'il s'agissait de l'*Aspergillus niger* de RAULIN, d'un germe bactérien ou algal. C'est que ce WHITE P. R. appelle des cultures cloniques de racines, tout comme l'entendait CHODAT R, au sujet des cultures pures d'algues.

Le but des chercheurs, on le voit, a été de déterminer d'une manière aussi minutieuse que possible, les facteurs nécessaires et suffisants pour permettre à un fragment de racine de se développer normalement sans plus dépendre de la plante-mère.

Dès leurs tout premiers travaux, les auteurs ont constaté une variabilité parfois fort importante dans les résultats d'une même culture. Citons entre autres : ROBBINS, W. J. (1922) « ... Considerable variation in growth was evident. Some of the roots in the sugar solution made little or no growth, others grew well ... p. 379 » — GAUTHERET (1935) « ... L'étude cinématique du développement des racines isolées conduit à des résultats irréguliers ; non seulement les courbes obtenues diffèrent suivant les espèces et les milieux, mais encore la croissance de racines cultivées dans des conditions apparemment identiques, présente des caractères variables ... p. 118. » — FIEDLER H (1936) : «... Obwohl die Nährlösungskultur gute Resultate zeitigte, ist die Agarkultur für das Wachstum isolierter Wurzelspitzen in ganzen günstiger, denn ein Teil der in Nährlösungskulturen wachsenden Wurzeln zeigt oft ein ganz anormales Aussehen ... p. 398 ». — ROBBINS et SCHMIDT (1938) : « ... In these experiments considerable variation among roots grown under the same conditions in a single passage was noted. This is shown by the range of the dry weights of individual roots for each passage ... This variability in growth of roots in a given series grown under uniform conditions was noted throughout the experiments... p. 678 ».

L'hétérogénéité des résultats se manifeste en ordre principal sur l'aspect extérieur (racines d'aspect normal ou d'aspect maladif), sur la longueur et la ramification des racines, et enfin sur la longueur et la ramification de radicelles.

En recherchant les moyens de pallier à la limitation de la croissance des racines isolées de *Zea Mays*, ROBBINS, W. J. et WHITE, V. B. (1936 et 1937) ont tenté de déceler la cause de résultats si peu concordants. En 1936, ces auteurs pensent qu'il faut les attribuer à une déficience du milieu de culture ; selon eux, l'absence, dans le substrat, d'éléments inorganiques et organiques serait vraisemblablement responsable de la limitation de la croissance et des cas de développement anormal des racines isolées. Cependant dans une toute récente publication (juin 1938) ROBBINS, W. J. et SCHMIDT, M. B. discutant l'hétérogénéité des résultats de la culture des méristèmes radiculaires de *Lycopersicon esculentum* Mill. l'associent à des différences de composition des racines, au départ «... The character of the root fragment used as inoculum may be responsible, although this as not been demonstrated... p. 720 ».

(1) Les formules adoptées par BONNER et ADDICOTT, par WHITE P. R., par ROBBINS et SCHMIDT se composent de sels minéraux (sels indispensables et sels «accessoires»), d'un sucre, d'un mélange d'acides aminés et enfin de vitamine B_1. La constitution du substrat peut varier suivant que l'on cultive des racines d'espèces différentes.

Vers la même époque (mai 1938) nous présentions une note résumant nos premières expériences et dans laquelle nous reportions le problème de cette variabilité sur les « potentialités » des méristèmes lors de leur isolement. Nous pensons que la cause profonde des variations individuelles est d'ordre interne. Sans négliger l'influence que les constituants du milieu de culture peuvent exercer sur l'allure générale des résultats, c'est, en dernière analyse, à ce qu'apporte le méristème au moment de l'amputation qu'il faut attribuer la grande variabilité observée. En effet, le stade de développement des plantules auxquels les méristèmes sont amputés, influence les résultats. Ces derniers varient également suivant que les méristèmes proviennent de plantules de même stade mais dont le développement a été plus hâtif ou plus lent. Les méristèmes radiculaires se ressentent donc, avec une extrême sensibilité, du stade et du métabolisme des plantules. Enfin des méristèmes provenant de plantules tout-à-fait comparables peuvent se comporter de façons fort diverses au cours de la culture ; ils ne doivent vraisemblablement pas posséder au départ les mêmes « potentialités » (pour employer un terme qui ne préjuge rien).

Les données que nous avons rapidement résumées dans la note précédente concernent la culture de méristèmes radiculaires de *Zea Mays* en solution minérale glucosée.

Dans la présente note nous étudierons le comportement de ces méristèmes dans la même solution mais en présence d'extrait de levure. On sait que ce milieu est considéré comme complet pour la culture des racines isolées de *Lycopersicon esculentum*. Notre but est de voir si l'extrait de levure peut avoir pour effet de supprimer ou, tout au moins, d'atténuer fortement les écarts individuels qu'on observe généralement dans les milieux minéraux sucrés. Améliore-t-il le rendement des méristèmes qui paraissent déficients ?

* * *

Pour cette recherche nous avons employé, des graines de *Zea Mays* var. *Cinquantino*. Ces graines sont triées et mises germer aseptiquement à l'obscurité et à 26,5°C, comme nous l'avons décrit dans la note précédente.

Aprés 3 jours de germination, le méristème des racines principales des plantules est amputé (2 mm. au plus) et mis en culture dans des flacons d'Erlenmeyer de 250 cc. contenant 100 cc. de solution, à raison d'une pointe radiculaire par flacon. La solution est celle que nous avons utilisée antérieurement mais additionnée de 20 cc. d'extrait de levure par litre de solution (1).

La culture est réalisée dans une cave ventilée maintenue à la température constante de 26,5°C à l'aide d'un thermorégulateur. Les flacons d'Erlenmeyer sont

(1) En voici la composition :

Ca $(NO_3)_2$: 0,141 gr. ; Mg SO_4. 7 H_2O : 0,073 gr. ; KNO_3 : 0.080 gr. ; KCL : 0.064 gr. ; KH_2PO_4 : 0,012 gr. ; Fe $SO_4.7H_2O$: 0,002 gr. ; eau bidistillée : 1000 cc ; extrait de levure autolysée : 20 cc.

placés à 0,50 m. de distance de lampes Philips Arlita de 110V-60W, éclairées jour et nuit.

Nous étudierons tout d'abord les résultats de la culture de ces méristèmes en présence d'extrait de levure. Nous les comparerons ensuite à ceux des méristèmes cultivés sans extrait.

Il ne sera question ici, et provisoirement, que du résultat final, au 27e jour de culture.

I.

Culture de méristèmes radiculaires en solution minerale glucosée et en présence d'extrait de levure

Nous avons cultivé 53 méristèmes de racines principales de plantules en germination depuis 3 jours.

Après 27 jours de culture on constate d'énormes différences individuelles parmi les racines isolées.

1° des racines n'atteignent pas plus de 3 cm. de longueur finale alors que d'autres peuvent atteindre jusque 20 cm. La plus faible longueur observée est de 2,1 cm. ; la longueur la plus importante 21 cm. On passe donc exactement du simple au décuple !

2° des racines ne sont pas ramifiées alors que d'autres portent 10, 20, 30 et 60 r_1 (1). Les nombres maximum de radicelles des divers ordres sont : 97 r_1, 245 r_2. et 21 r_3. Il n'a jamais été observé de radicelles d'un ordre supérieur au troisième.

3° parfois les radicelles restent courtes (quelques mm. seulement) et ne se ramifient pas ou guère. Certaines racines portent, par contre, des radicelles de plusieurs centimètres de longueur (5, 10, 14 et 18 cm. pour les r_1, jusque 7 cm. pour les r_2 et 0,5 cm. pour les r_3). Nous insistons sur la longueur très importante que les radicelles peuvent atteindre en présence d'extrait de levure.

Bref, les résultats manifestent une très grande hétérogénéité. *L'extrait de levure n'atténue donc en rien l'importance des écarts individuels* en ce qui concerne la longueur finale des racines, leur ramification, la longueur et la ramification des radicelles.

L'extrait de levure a été obtenu selon la méthode préconisée par Robbins, W. J. et White, P. R. On fait bouillir pendant une demi-heure dans 100 cc d'eau bidistillée 0,5 gr. de levure sèche (conservée en exsiccateur). Le liquide est filtré et ramené au volume initial après refroidissement. Pour un litre de solution on prend 20 cc. de cet extrait.

Nous avons utilisé de la levure de boulangerie de la marque Levure Royale, Bruges.

(1) Par r_1 nous voulons signifier les radicelles de premier ordre ; par r_2, r_3 etc ... celles de second, troisième etc ... ordres.

TABLEAU I.

LONGUEUR ATTEINTE PAR LES RACINES ISOLÉES ET ABONDANCE DE LEUR RAMIFICATION APRÈS 27 JOURS DE CULTURE EN PRÉSENCE D'EXTRAIT DE LEVURE.

Méristèmes prélevés sur les plantules au 3e jour de germination (53 méristèmes cultivés).

Longueur finale des racines isolées		de 2 à 2.9 cm.	de 3 à 4.9 cm.	de 5 à 6.9 cm.	de 7 à 10.9 cm.	11 cm. et plus
Nombre de racines en % de l'ensemble		13.2	18.9	20.7	32.1	15.1
Production de r_1 les nombres de racines sont ramenés à 100	nombre des racines non ramifiées	14.3	—	—	—	—
	nombre des racines portant de 1 à 9 r_1	71.4	50	27.3	—	—
	nombre des racines portant de 10 à 15 r_1	14.3	30	36.3	5.9	—
	nombre des racines portant de 16 à 30 r_1	—	20	27.3	47	12.5
	nombre des racines portant de 31 à 50 r_1	—	—	9.1	41.2	62.5
	nombre des racines portant 61 r_1 et plus.	—	—	—	5.9	25
	Total	100	100	100	100	100
Ramification des r_1 les nombres de racines sont ramenés à 100	nombre de racines non ramifiées	14.3	—	—	—	—
	nombre des racines portant des r_1 sans r_2	57,1	40	36.3	—	—
	nombre des racines portant des r_1 et r_2 sans r_3	28.6	50	18.2	58.8	75
	nombre des racines portant r_1, r_2 et r_3	—	10	45,5	41.2	25
	total	100	100	100	100	100

Si nous nous attardons au détail, nous constatons (cfr. Tableau I) que plus est importante la longueur finale atteinte par les racines et moins est élevé le nombre des racines peu ramifiées (portant de 0 à 15 r_1).

Corrélativement, plus importante est la longueur finale des racines et plus augmente le nombre des racines dont les r_1 sont ramifiées en r_2 et r_3.

Les racines qui se sont allongées fortement sont également celles qui, en général, sont intensément ramifiées.

Cependant, s'il semble bien qu'une abondante ramification soit liée à une longueur finale importante, on peut trouver, entre racines de longueur finale sensiblement comparable, des différences de ramification très nettes. Le Tableau II nous en donne la preuve.

TABLEAU II.

EXEMPLES DE RACINES DE LONGUEURS FINALES COMPARABLES, MAIS DONT L'INTENSITÉ DE RAMIFICATION VARIE CONSIDÉRABLEMENT.

Longueur finale	N° de la racine cultivée	Nombre de r_1	Nombre de r_2	Nombre de r_3
4,3 cm.	n° 51	2 r_1	1 r_2	—
4.3 cm.	n° 31	14 r_1	14 r_2	—
4.2 cm.	n° 9	25 r_1	22 r_2	11 r_3
10 cm.	n° 24	16 r_1	32 r_2	3 r_3
10.5 cm.	n° 52	50 r_1	113 r_2	—
10.8 cm.	n° 56	29 r_1	30 r_2	1 r_3

TABLEAU III.

EXEMPLES DE RACINES DONT LA LONGUEUR FINALE EST DÉJA IMPORTANTE ET DONT LA RAMIFICATION EST TRÈS FAIBLE.

Longueur finale	N° de la racine cultivée	Nombre de r_1	Nombre de r_2	Nombre de r_3
4.1 cm.	n° 19	1 r_1	—	—
5 cm.	n° 7	7 r_1	—	—
5 cm.	n° 54	8 r_1	—	—
5.8 cm.	n° 45	4 r_1	—	—

De plus, il est des racines dont la longueur finale peut atteindre une valeur de 5 cm. environ, alors qu'elles ne portent guère de radicelles (voir Tableau III).

Ceci nous amène encore à constater que l'allongement des racines isolées et leur ramification ne sont pas des phénomènes étroitement liés par une quelconque proportionalité. Ils semblent au contraire parfaitement indépendants.

Les résultats dont il vient d'être question sont donnés sans tenir compte de la longueur de la racine-mère dont les méristèmes ont été amputés sur les plantules. Nous savons qu'au troisième jour de germination des plantules, les racines principales de celles-ci peuvent atteindre jusque 4 cm de longueur. Or nous avons prélevé, pour la mise en culture, les méristèmes de racines mesurant 2, 3 et 4 cm. Tenant compte de cela nous voyons (Tableau IV) que *ce sont les méristèmes prélevés sur les racines de 2 cm qui donnent les meilleurs rendements au point de vue de la longueur finale comme au point de vue de l'abondance des radicelles.* Il est à remarquer que la ramification des racines isolées provenant de racines-mères de 3 cm est inférieure à celle des racines provenant de racines-mères de 2 et 4 cm.

Résumant l'ensemble de nos observations concernant la culture de méristèmes radiculaires en solution glucosée additionnée d'extrait de levure, nous dirons que :

1° Des écarts individuels très importants se manifestent bien que les méristèmes radiculaires soient cultivés en milieu « complet ». Ces écarts portent aussi bien sur l'allongement de la racine que sur la production de radicelles et sur leur allongement.

2° Les pointes radiculaires dont l'allongement a été le meilleur sont, en général, celles qui ont formé le plus de radicelles (r_1, r_2 et r_3).

3° Les méristèmes prélevés sur les racines-mères les plus courtes ont donné les meilleurs rendements tant pour la croissance que pour la ramification.

4° Pour des mêmes longueurs finales, les racines isolées peuvent être fort diversement ramifiées. Il n'y a pas compensation entre la longueur de la racine cultivée et l'importance de sa ramification. Croissance et ramification des racines sont deux phénomènes qui ne sont nullement liés par un rapport de proportionalité.

II

Comparaison des résultats présentés par les méristèmes radiculaires de Zea Mays cultivés sans ou avec extrait de levure.

Dans notre note précédente nous avons donné le détail des résultats de culture de méristèmes en solution minérale glucosée, pendant 27 jours, à la lumière artificielle continue et à 26,5° C. de température.

TABLEAU IV.

LONGUEUR ATTEINTE PAR LES RACINES ISOLÉES ET ABONDANCE DE LEUR RAMIFICATION, APRÈS 27 JOURS DE CULTURE, PAR RAPPORT À LA LONGUEUR DE LA RACINE-MÈRE AU DÉPART.

Méristèmes prélevés sur les plantules, au 3e jour de germination (53 méristèmes cultivés).

Longueur de la racine-mère		2 cm.	3 cm.	4 cm.
Nombre de méristèmes cultivés sur 53		23	18	12
Longueur finale des racines cultivées (les nombres de racines sont ramenés à 100)	nombre de racines mesurant de 2.2 cm à 2.9 cm.	4.35	27.8	8.3
	nombre de racines mesurant de 3 à 4.9 cm.	26.1	11.1	16.7
	nombre de racines mesurant de 5 à 6.9 cm.	13.05	22.2	33.3
	nombre de racines mesurant de 7 à 10.9 cm.	39.1	27.8	25
	nombre de racines mesurant 11 cm. et plus	17.4	11	16.7
	Total	100	100	100
Nombre de r_1 (les nombres de racines sont ramenés à 100)	nombre de racines non ramifiées	—	5.5	—
	nombre de racines portant de 1 à 9 r_1	21.7	38.9	8.3
	nombre de racines portant de 10 à 15 r_1	13.05	11.1	33.35
	nombre de racines portant de 16 à 30 r_1	26.1	22.22	33.35
	nombre de racines portant de 31 à 60 r_1	26.1	22.2	25
	nombre de racines portant 61 r_1 et plus	13.05	—	—
	Total	100	100	100

TABLEAU V.

COMPARAISON DES RÉSULTATS FINALS DE LA CULTURE DES MÉRISTÈMES DE *Zea Mays var. Cinquantino*, EN SOLUTIONS MINÉRALES GLUCOSÉES SANS OU AVEC EXTRAIT DE LEVURE (après 27 jours de culture).

		Sans extrait	Avec extrait
Longueur finale de la racine la plus courte.		1.8 cm.	2.1 cm.
Longueur finale de la racine la plus longue		19.3 cm.	21 cm.
Nombre le moins élevé de r_1, r_2 et r_3		0 r_1 0 r_2 0 r_3	0 r_1 0 r_2 0 r_3
Nombre le plus élevé de r_1, r_2, r_3 etc...		94 r_1 75 r_2 31 r_3 10 r_4 1 r_5	97 r_1 245 r_2 21 r_3 — —
Longueur finale la plus élevée pour les r_1, r_2, r_3 etc...		r_1 — 5.0 cm. r_2 — 1.3 cm. r_3 — 0.5 cm. r_4 — 0.3 cm. r_5 — 0.2 cm.	r_1 — 18 cm. r_2 — 7.0 cm. r_3 — 0.5 cm. r_4 — 0 r_5 — 0
Longueur finale des racines (les nombres de racines sont ramenés à 100)	nombre de racines mesurant de 1.5 cm à 2.9 cm.	19.7	13.2
	nombre de racines mesurant de 3 à 4.9 cm.	32.1	18.9
	nombre de racines mesurant de 5 à 6.9 cm.	23.2	20.7
	nombre de racines, mesurant de 7 à 10.9 cm.	19.6	32.1
	nombre de racines mesurant 11 cm. et plus	5.4	15.1
	total	100	100

TABLEAU V (*suite*)

COMPARAISON DES RÉSULTATS FINALS DE LA CULTURE DES MÉRISTÈMES DE *Zea Mays Cinquantuis*, EN SOLUTIONS MINÉRALES GLUCOSÉES SANS OU AVEC EXTRAIT DE LEVURE

		Sans extrait	Avec extrait
Nombre de r_1 (les nombres de racines sont ramenés à 100)	nombre de racines non ramifiées	5.4	1.9
	nombre de racines portant de 1 à 9 r_1	35.7	24.5
	nombre de racines portant de 10 à 15 r_1.	19.65	17
	nombre de racines portant de 16 à 30 r_1.	17.85	26.45
	nombre de racines portant de 31 à 60 r_1	19.6	24.5
	nombre de racines portant 61 r_1 et plus.	1.8	5.65
	total	100	100
Ramification des r_1 (les nombres de racines sont ramenés à 100)	nombre de racines non ramifiées	5.4	1.9
	nombre de racines portant des r_1 sans r_2	25	22.65
	nombre de racines portant des r_1 et r_2 sans r_3	41.4	47.15
	nombre de racines portant des r_1, r_2, r_3 sans r_4	23.2	28.3
	nombre des racines portant des r_1, r_2, r_3 et r_4 sans r_5	3.5	—
	nombre des racines portant des r_1, r_2, r_3, r_4 et r_5	1.8	—
	total	100	100

Le Tableau V résume ces résultats en les mettant en regard de ceux dont il vient d'être question ci-dessus.

Ce Tableau montre nettement entre ces deux séries de culture : d'une part des résultats très comparables, d'autre part des différences fort nettes. Nous allons succinctement envisager les uns et les autres, en les complétant par nos observations relatées dans l'étude détaillée que nous en avons faite (voir ci-dessus et DELARGE 1938).

A. *Les caractères communs aux deux séries de culture.*

1° Avec ou sans extrait de levure les longueurs finales les plus faibles et les plus importantes sont du même ordre de grandeur (pour les longueurs les plus faibles 1.8 cm et 2.1 cm, respectivement sans et avec extrait ; pour les longueurs les plus fortes 19,3 cm. et 21 cm, respectivement sans et avec extrait).

2° Il s'ensuit que l'amplitude des écarts individuels est comparable :

a) les longueurs finales des racines cultivées varient du simple au décuple.

b) on observe des racines qui ne sont pas ramifiées alors que d'autres portent de très nombreuses radicelles de divers ordres.

3° Il ne semble pas y avoir compensation entre la longueur finale des racines cultivées et l'abondance de leurs radicelles. Autrement dit, ce ne sont pas les racines les plus courtes qui sont le plus ramifiées. Au contraire, les nombres les plus élevés de radicelles s'observent généralement sur les racines les plus longues en fin de culture.

4° Cependant, pour une même longueur finale, des racines peuvent être très diversement ramifiées. Par ailleurs on peut trouver des racines de faible longueur finale qui sont bien ramifiées, et inversément des racines de forte longueur finale qui sont peu ramifiées. Ces cas, remarquons-le, ne sont pourtant pas fréquents.

5° Avec ou sans extraits de levure, les nombres des racines portant des radicelles de divers ordres sont comparables, à part la présence, sans extrait, d'un petit nombre de racines portant r_4 et r_5 (5.3 %).

B. *Les différences de comportement des deux séries de culture.*

1° Sans éliminer un certain nombre de racines dont la longueur finale est très faible, l'extrait de levure améliore beaucoup le nombre de celles qui mesurent plus de 7 cm. Sans extrait de levure ce sont les racines de 3 à 4.9 cm. de longueur finale qui sont le plus nombreuses ; en présence d'extrait, ce sont celles de plus de 7 cm.

2° Sans éliminer un certain nombre de racines peu ou pas ramifiées, l'extrait de levure a pour effet de permettre à un nombre plus important de racines,de porter plus de 16 r_1.

3° En présence d'extrait on remarque un allongement considérable des r_1 et des r_2 qui peuvent atteindre respectivement 18 cm (r_1) et 7 cm. (r_2), contre 5 cm. (r_1) et 1.3 cm. (r_2) sans extrait.

4° On peut observer en présence d'extrait des nombres de r_2 beaucoup plus élevés

(maximum : 245 r_2) que sans extrait (75 r_2) ; il n'en est cependant plus de même en ce qui concerne les r_3.

5° Sans extrait de levure on observe des r_4 et des r_5, mais ces cas sont rares. En présence d'extrait on n'observe pas de radicelles d'un ordre supérieur au troisième.

6° Si l'on compare entre elles les racines de mêmes longueurs finales avec ou sans extrait on trouve, proportionnellement, plus de racines fortement ramifiées en r_1 en présence d'extrait que sans extrait. Inversement, pour des mêmes longueurs finales, moins de racines portent des r_2 et des r_3 en présence d'extrait que sans extrait (sauf pour les racines de plus de 7 cm, où c'est le contraire).

C. *Influence du stade des plantules.*

Que ce soit avec ou sans extrait de levure, les résultats de culture diffèrent suivant que les méristèmes cultivés proviennent de plantules de stades différents. Alors que, sans extrait, les meilleurs rendements sont donnés par les méristèmes provenant de plantules aux tout premiers stades de germination, en présence d'extrait ce sont les méristèmes provenant de plantules à des stades plus avancés, dont le comportement s'est révélé le meilleur.

III.

Discussion des résultats.

De l'ensemble de nos expériences nous retiendrons trois points :

1° L'amplitude des écarts individuels est comparable chez les racines isolées de *Zea Mays* var. *Cinquantino* (graines du commerce) cultivées avec ou sans extrait de levure.

Nous montrerons ultérieurement que nous avons obtenu le même résultat en cultivant des pointes radiculaires de *Zea Mays Blanc des Landes* (graines sélectionnées). Avec *Triticum Vulgare* (lignée pure) il a été relevé des écarts plus importants en présence d'extrait que sans extrait.

Un milieu réputé complet (la solution minérale glucosée additionnée d'extrait de levure) n'atténue donc en rien l'hétérogénéité des résultats.

On nous objectera que la formule de substrat que nous avons utilisée s'est révélée excellente pour le développement illimité *in vitro*, de racines de *Lycopersicon*, mais qu'elle n'a jamais permis jusqu'à ce jour la culture illimitée de fragments radiculaires de *Zea Mays* (voir Robbins et collaborateurs 1922, 1923, 1924, 1936, 1937, 1938. voir aussi Fiedler 1936) ni de *Triticum*. On pourrait s'attendre à un développement irrégulier ou anormal des racines, dans un milieu qui ne semble pas approprié à leur culture.

A cette objection nous répondrons que Robbins et Schmidt (1938) reconnaissent que si l'on cultive des racines isolées de tomate dans le milieu qui leur est parfaite-

ment adapté, et dans des conditions identiques, on dénote encore une extrême variabilité de comportement individuel.

Des écarts de l'ordre de grandeur du simple au décuple dans un milieu standard et dans des conditions expérimentales identiques ne peuvent pas s'expliquer par une déficience du substrat en facteurs inorganiques ou organiques. Cette hypothèse, si elle est acceptable en ce qui concerne la limitation de la croissance des racines de *Zea Mays in vitro* (Robbins, W. J. et White, V. B. 1936) n'est plus du tout défendable à propos de la variabilité des résultats. Comment, en effet, le milieu de culture serait-il favorable au développement de certains méristèmes, médiocre ou mauvais pour celui d'autres méristèmes ? C'est ce que nous avons déjà signalé dans notre précédente note.

Mais nous tombons tout-à-fait d'accord avec Robbins W. J. et Schmidt (1938) lorsqu'ils pensent que c'est dans les propriétés mêmes de l'inoculum qu'il faut rechercher la raison de cette variabilité. C'est donc vers l'étude des facteurs internes des méristèmes mis en culture qu'il faut orienter les recherches.

Nous avions déjà montré (1938) que si l'on cultive des méristèmes provenant de plantules de stades différents, les résultats de culture s'en ressentent nettement, ces stades fussent-ils même très rapprochés. Nous venons de confirmer ce résultat en solutions minérales glucosées pourvues d'extrait.

Semblablement des méristèmes prélevés sur des racines provenant de plantules de même stade, mais de vigueur différente, ne se comportent pas de la même manière, in vitro. **D'où la nécessité de sélectionner rigoureusement le matériel au double point de vue du stade de végétation des plantules et de leur état métabolique.**

Enfin, l'on note encore, une variabilité importante (avec ou sans extrait) pour des méristèmes prélevés sur des plantules de même stade et de même vigueur. La sélection des inoculums peut être poussée aussi loin que l'on veut, les résultats manifesteront quand même une hétérogénéité déconcertante (1).

Nous sommes donc amené à supposer que **des méristèmes prélevés sur des racines homologues provenant de plantules homologues, bref des méristèmes apparamment comparables, peuvent être en réalité fort différents. Leurs potentialités de croissance et de ramification peuvent varier considérablement.** En quoi consistent ces « potentialités ». C'est ce que nous étudierons ultérieurement.

---

(1) Notons en passant la valeur illusoire des résultats établis en moyennes, dans des conditions qui requièrent tant de prudence. Tous les auteurs cependant, malgré les écarts individuels formidables, ou bien n'ont eu leur attention attirée que par les racines ayant réalisé les meilleurs rendements, ou bien après avoir fait la somme de résultats individuels parfois contradictoires, n'ont plus envisagé que la moyenne de ceux-ci. D'une manière comme de l'autre, les faits n'ont pas été confrontés dans toute leur complexité. Les données *quantitatives* sont donc faussées, et pas de si peu. Y a-t-on suffisamment songé ?

Disons dès maintenant que divers résultats relevés dans les travaux des auteurs semblent appuyer notre hypothèse :

En 1923 Robbins et Maneval ont remarqué que des racines isolées de 0.35 cm. de longueur initiale se développent mieux que celles de 6 cm. (*Zea Mays*). Semblablement White, P. R. trouve en 1934 que la croissance de méristème cultivé est inhibée par la présence d'une trop grande masse de tissus radiculaires ; pour la tomate, les meilleurs rendements sont produits par des pointes radiculaires d'au plus 8 mm. de longueur initiale. En 1937 Robbins W. J. et White, V. B. signalent des différences de comportement entre inoculums de diverses longueurs finales (1).

En 1924, Robbins et Maneval cultivant comparativement des racines de Maïs isolées dès le début de la culture et des racines restées attachées à la graine pendant les 15 premiers jours de la culture, obtiennent une croissance beaucoup plus prolongée pour ces dernières.

White, P. R. (1937*a*) et Robbins, W. J. et Schmidt, M. B. (1938) trouvent d'importantes variations dans le comportement de racines isolées provenant du même clone initial. White signale : « It has also been noted that the position of the explant in the parent culture — whether taken from the tip, from a branch near the center of the culture, or from the base — may affect its subsequent growth rate. There are also marked differences in the vitality of individual branches at the same level, which may be evident in the color of the meristematic region. Doubtless there are other differences which are not visible. These, and probably other factors contribute to the variability of the cultures ... p. 184, 1937 *a* ».

Dernièrement (1938) Galligar, G. C. observe une certaine corrélation entre les possibilités de croissance des racines isolées de plusieurs espèces et le type de réserves des graines (amidon, huiles, protéines).

Il est intéressant de signaler qu'en 1923 Robbins W. J. et Maneval avaient trouvé que les méristèmes provenant de plantules dont les graines étaient prises au milieu de l'épi, donnent un meilleur rendement, en culture, que ceux provenant de graines de la base ou du sommet de l'épi. Les différences n'étaient cependant pas très grandes. Il faudrait reprendre et poursuivre ces recherches dont les résultats semblent en accord avec nos conclusions.

Enfin, des cultures *in vitro* d'embryons isolés (*Zea Mays* et *Triticum Vulgare*) dont l'exposé dépasse le cadre de cette publication préliminaire, nous ont montré que le développement des embryons, dans ces conditions et à l'obscurité, est soumis aux mêmes variations individuelles que celui des méristèmes radiculaires de ces espèces. Bonner, J. et Axtman, Gr. (1937) ont noté semblables différences dans le comportement d'embryons isolés (*Pisum*). Ce sera donc, en définitive, sur les embryons eux-mêmes que le problème devra être reporté.

2° Il n'y a pas de rapport étroit entre l'intensité de la croissance des racines isolées et celle de la ramification, avec ou sans extrait de levure. Bien que les racines qui s'allongent fortement soient souvent les plus ramifiées, une longueur finale

(1) Par ailleurs il faut, pour que les racines isolées réalisent une croissance satisfaisante, que l'« explant » contienne au moins la région d'allongement de la racine, en plus du méristème terminal (Fiedler, Bonner et Addicott, Gautheret).

importante n'est pas nécessairement en corrélation avec une abondante ramification. De plus, des racines peuvent atteindre une longueur finale déjà remarquable (5 ou 6 cm) sans même porter une dizaine de radicelles. Enfin l'intensité de la ramification peut être très variable pour des racines de longueur finale identique.

Il n'y a pas non plus compensation entre croissance de la racine et ramification de celle-ci. Autrement dit, ce n'est pas parce que la croissance d'une racine isolée cesse pour une cause ou l'autre, que la ramification de cette racine sera plus intense. Sinon les racines les plus courtes ne devraient-elles pas être les plus ramifiées, et les racines les plus longues les moins ramifiées ? Or ce n'est pas le cas. De même ne serait-ce pas sur les racines les plus courtes qu'on devrait trouver les radicelles les plus longues ? Ce n'est pas nécessairement non plus le cas (on notera cependant que les racines les plus longues portent, en général, des radicelles courtes).

Nos observations nous amènent à cette conclusion qu'il faut considérer dans le développement des racines isolées deux phénomènes indépendants l'un de l'autre : la croissance du méristème terminal et la ramification de la racine. Il faut également distinguer la production de radicelles de la croissance de celles-ci. Pour cette raison, nous avons toujours tenu compte séparément de la croissance et de la ramification de la racine et des radicelles ; nous envisageons les radicelles de 1^{e}, 2^{e}, 3^{e} etc...ordre. White P. R. par contre, évalue la croissance des racines isolées en additionnant à la longueur de la racine, celle des radicelles de tous les ordres (longueur de la racine + longueur totale des radicelles = index de croissance).

Les index de croissance peuvent être fort différents d'une racine à l'autre et, pour une même racine, ne donnent pas une idée suffisamment détaillée du rendement Semblablement, les résultats établis d'après la masse sèche des racines en fin de culture (White, P. R., Malyschev etc ...) ne fournissent que l'accroissement global de la masse de l'inoculum, comme si le développement d'une racine ne consistait essentiellement qu'en un allongement ou une augmentation de masse.

3° Pour le Maïs Cinquantino, l'extrait de levure ne permet pas aux méristèmes paraissant déficients, de réaliser un meilleur développement que dans la solution minérale glucosée sans extrait. Il ne semble pas pouvoir apporter à ces méristèmes les facteurs de croissance et de néoformation d'organes, dont ils manquent.

Par contre, l'extrait de levure exerce une influence heureuse sur les racines, en permettant à un plus grand nombre de celles-ci d'atteindre les fortes longueurs finales et de porter des radicelles plus nombreuses. Ceci s'entend naturellement dans les limites des longueurs finales minimum et maximum et dans les limites des nombres de radicelles minimum et maximum observés sans extrait de levure. Pour des mêmes longueurs finales atteintes sans extrait ou avec extrait, les plus forts pourcentages de racines abondamment ramifiées se rencontrent chez les racines pourvues d'extrait.

Il y aurait donc, dans les méristèmes, des facteurs de croissances et de néoformation auxquels ne peut suppléer l'extrait de levure et qui inter-

viendraient comme facteurs limitants au cours du développement. L'action de l'extrait de levure se résumerait simplement à celle d'un apport nutritif supplémentaire pour une racine isolée cultivée en milieu pauvre.

Cependant chez *Zea Mays Blanc des Landes* et chez *Triticum Vulgare* nous avons relevé des nombres de radicelles beaucoup plus importants en présence d'extrait que sans extrait. Le maximum de longueur finale est même doublé, en présence d'extrait, chez Triticum. Nous discuterons ailleurs ces résultats.

Un des effets très nets de l'extrait de levure est de permettre un allongement considérable des r_1 et des r_2, et souvent une intense ramification des r_1, chez les racines isolées. Signalons que Lazar, O. (1935) travaillant sur des hypocotyles inanitiés de *Impatiens Balsamina* a trouvé que l'addition de carotène favorise beaucoup l'allongement des racines de néoformation ; R. et M. Bouillenne (1938) viennent d'observer le même effet sous l'action de la vitamine B_1.

Résumé.

L'extrait de levure ajouté aux solutions minérales glucosées ne réduit aucunement l'amplitude des écarts individuels dans les cultures de méristèmes radiculaires *in vitro*.

En milieu de culture complet, on observe des racines isolées dont le développement laisse à désirer soit au point de vue de la croissance, soit à celui de la ramification, soit enfin au point de vue de la croissance et de la ramification.

Les méristèmes cultivés donnent des résultats variables suivant qu'ils proviennent de plantules de différents stades de germination, ou de plantules de même stade, mais plus ou moins hâtives (vigueur différente). Le métabolisme des plantules a donc sa répercussion sur les méristèmes eux-mêmes.

Ces résultats portent à croire qu'il existe dans les méristèmes, lors de la mise en culture, des facteurs de croissance et de néoformation qui interviennent au cours du développement comme facteurs limitants. Des méristèmes provenant de plantules homologues (de même stade et de même vigueur) ne seraient pas semblablement pourvus de ces facteurs, d'où l'hétérogénéité observée dans les résultats de culture en milieu minéral glucosé additionné ou non d'extrait de levure.

Laboratoire de Physiologie végétale,
Institut de Botanique de l'Université de Liége.

BIBLIOGRAPHIE

BONNER J. et AXTMAN, GR. *The growth of plant embryos in vitro. Preliminary experiments on the of accessory substances.* Proceed. Nat. Ac. Sc. **23,** p. 453, 1937.

BONNER J. et ADDICOT, Fr. *Cultivation in Vitro of Excised Pea Roots* Bot. Gaz. **99.** p. 144. 1937.

BOUILLENNE R. et M. *Contribution à l'étude des facteurs de la néoformation et de la croissance des racines. Rhizocaline. Hétéroauxine. Acides Aminés. Vitamine B.* Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. T. LXXI 2e série T. XXI fasc. I, p. 43, 1938.

DELARGE L. *Cultures de Méristèmes radiculaires in Vitro. — Les variations individuelles et leur signification physiologique.* Bull. Soc. Roy. Bot. belg. T. LXXI, 2e série. T. XXI fasc. I, p. 52, 1938.

FIEDLER H. *Entwicklungs-und Reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen.* Zeitsch. Bot. **30,** p. 385, 1936.

GALLIGAR G. C. *Correlation between Growth of excised root tips and types of foof stored in the seed.* Plant Phys. **13,** p. 599, 1938.

GAUTHERET, R. *Recherches sur la culture des tissus végétaux. Essais de culture de quelques tissus méristématiques.* Paris 1935.

KOTTE, W. *Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen.* Beitr. Allgem. Bot. **2,** p. 413. 1922.

— *Wurzelmeristem in Gewebekultur,* Ber. Deutsch. Bot. Ges. **40,** p. 269, 1922.

LAZAR, O. *L'action du carotène comme activateur de la néoformation des racines chez* IMPATIENS BALSAMINA. Mém. Soc. Roy. Sc. Liége, 4e série, T. I, fasc. 2-3, 1936 et Arch. Inst. Bot. Liége, **13,** 1936.

MALYSCHEV, N. *Das Wachstum des insolierten Wurzelneristems auf sterilen Nährböden.* Biol. Zentrbl. **52,** p. 257, 1932.

ROBBINS W. J. (a) *Cultivation of excised root tips and stem tips under sterile conditions.* Bot. Gaz. **73,** p. 376, 1922.

ROBBINS W. J. (b) *Effect of antolysed yeast and peptone on growth of excised Corn root tips in the dark* Bot. Gaz. **74,** p. 59, 1922.

ROBBINS W. J. et MANEVAL, W. E. *Further experiments ou growth of excised Corn root tips under sterile conditions.* Bot. Gaz. **76,** p. 273, 1923.

— *Effect of Light on growth of excised root tips under sterile conditions.* Bot. Gaz. **78,** p. 424 1924.

ROBBINS, W. J. et WHITE, V. B. *Limited growth and abnormalities in excised Corn Root Tips* Bot. Gaz. **98,** p. 209, 1936.

— *Effect of extracts from the Corn plant on growth of excised Root Tips.* Bot. Gaz. **98,** p. 520, 1937.

ROBBINS W. J. et SCHMIDT M. B. *Growth of excised roots of the Tomato.* Bot. Gaz. **99.** p. 671, 1938.

White, P. R. *Plant Tissue Cultures. The history and present status of the problem.* Arch. Exp. Zellf. **12**, p. 602, 1931.

— *Liquid Media as Substrata for the culturing of isolated root tips.* Biol. Zentrbl. **53**, p. 359, 1933.

— *Potentially unlimited growth of excised tomato root tips in a liquid medium.* Plant Phys. **9**, p. 585, 1934.

— *Plant Tissue Cultures.* Bot. Review **2**. p. 419, 1936.

— (a) *Seasonal fluctuations in Growth Rates of excised Tomato Root tips.* Plant Phys. **12**, p. 183. 1937.

— (b) *Separation from yeast of materials essential for growth of excised tomato roots.* Plant. Phys. **12**, p. 777, 1937.

— (c) *Amino Acids in the Nutrition of excised tomato roots.* Plant. Phys. **12**, p. 793, 1937.

— (d) *Vitamine* B_1 *in the nutrition of excised tomato roots.* Plant. Phys. **12**, p. 803, 1937.

— *Cultivation of excised roots of dicolyledonous plants.* Amer. journ. Bot. **25**, p. 348, 1938.

EXTRAIT DU *Bulletin de la Société royale des Sciences de Liége.*
Séance du 16 février 1939, n° 2.

Production expérimentale de bourgeons sur des feuilles de *Begonia Rex* non isolées de la plante : action de la colombine,

par P. PREVOT, Assistant à l'Université de Liége.

Une feuille de *Begonia Rex* isolée de la plante et mise dans une couche sur de la cendrée produit, après quinze jours environ, de nombreux bourgeons au point pétiolaire. C'est le mode de propagation de cette plante habituellement utilisé par les horticulteurs.

Nous avons montré (Prevot, 1935) qu'une feuille non isolée de la plante ne manifeste pas cette néoformation de bourgeons. Les cas où une feuille de *Begonia Rex* forme des bourgeons sans être séparée de la plante sont très rares et sont signalés par les auteurs comme tout à fait exceptionnels.

C'est ainsi qu'Ed. Morren (1868) publie une courte note signalant, comme une chose extraordinaire, la production de bourgeons sur des feuilles de *Begonia Rex* non isolées de la plante.

Goebel (1903, p. 137) écrit : « ...dass einerseits gelegentlich an alten Blättern unverletzter *Begonia Rex* Pflanzen die Knospenbildung beobachtet wurde... ».

Hartsema (1926, p. 331) rapporte aussi deux cas de production de bourgeons par des feuilles non isolées de la plante comme exceptionnels.

Dans une note antérieure (1937) et dans notre travail sur *La néoformation des bourgeons chez les végétaux* (1), nous montrons que, sous l'influence de l'engrais colombine, de nombreuses plantes de *Begonia Rex* forment des bourgeons sur des feuilles non isolées de la plante.

Dans cette note, nous rapportons des résultats qui mettent en évidence de façon indiscutable l'action active de la colombine sur la néoformation des bourgeons.

Dès le début de juillet 1938, 17 jeunes plantes de *Begonia Rex* sont arrosées une fois par semaine avec de la colombine (2). Cet arrosage régulier a été continué jusqu'à présent.

(1) *Mém. de la Soc. roy. des Sciences de Liége*, en voie de publication.

(2) Voir PREVOT (1937) pour la préparation de la colombine.

Les plantes se sont développées normalement, et dès octobre 1938, 8 plantes montraient des bourgeons au point pétiolaire.

A l'heure actuelle, il y a 15 plantes sur 17 qui ont produit des bourgeons sur les feuilles non isolées de la plante. La figure 1 donne la photographie de 10 de ces plantes.

L'expérience montre donc que sous l'action de la colombine la production de bourgeons sur des feuilles non isolées de la plante devient le cas normal.

La figure 2 montre la production de bourgeons à l'extrémité distale d'une feuille non isolée de la plante. C'est un cas vraiment exceptionnnel que nous n'avons pas encore vu signaler ailleurs et qui indique, pensons-nous, la translocation de la tige dans la feuille de substances actives dans la production des bourgeons.

Ces substances sont vraisemblablement absorbées par le système radiculaire et seraient apportées au sol par la colombine qu'on y ajoute.

Nous poursuivons des recherches pour essayer de déterminer la nature des substances qui, dans la colombine, augmentent de façon étonnante les capacités néoformatrices des feuilles de *Begonia Rex*.

Laboratoire de Physiologie végétale,
Institut de Botanique, Université de Liége.

BIBLIOGRAPHIE.

1. K. Goebel, Morphologische und Biologische Bemerkungen (*Flora*, 92, 1903, 132-146).

2. A. Hartsema, Anatomische und Experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia Rex* (*Rec. Trav. Bot. néerlandais*, XXIII, 1926, 305-361).

3. Ed. Morren, Note sur une viviparité spontanée et anormale d'un Begonia (*La Belgique Horticole*, XVIII, 1868, 310).

4. P. Prevot, La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* (*C. R. Soc. biol.*, XX, 1935, 797).

5. P. Prevot, Influence de l'engrais « colombine » sur la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* (*Bull. Soc. roy. Sc. Liége*, VIII, IX, X, 1937, 284-286).

M. HAYEZ, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, rue de Louvain, 112, Bruxelles.

Plante 1.

Plante 2.

FIG. 1.

Plante 3.

Plante 4.

FIG. 1

Plante 5.

Plante 6.

FIG. 1.

Plante 7.

Plante 8.

FIG. 1.

Plante 9

Plante 10.

FIG. 1

A

B

FIG. 2.

A. — Plante 10 : la feuille de gauche montre un bourgeon à son extrémité distale.

B. — Agrandissement de cette feuille.

Extrait du *Bulletin de la Société royale des Sciences de Liége*
Séance du 15 juin 1939, nos 6-7.

Croissance et ramification des racines cultivées isolément,

par L. DELARGE, Docteur en Sciences.

Dans l'étude des facteurs régissant la production des racines par les Angiospermes, il est indispensable, aujourd'hui, de simplifier les conditions des expériences au maximum des possibilités. Jusque maintenant, en effet, on a utilisé comme matériel de recherche, soit des boutures et des plantes entières (Zimmerman, Cooper et de nombreux autres auteurs), soit des plantules (hypocotyles inanitiés de Bouillenne, plantules étiolées de Went, etc.). Semblable matériel (en particulier les plantes entières et les boutures) nous met en présence de phénomènes trop complexes pour qu'il soit possible d'en retenir des renseignements suffisamment précis au sujet du mécanisme même de l'organogenèse.

C'est pourquoi, contrairement à nos prédécesseurs, nous avons entrepris cette étude en travaillant *sur les racines elles-mêmes*. Dans le but de soustraire ces racines aux multiples influences que la plante exerce sur elles, nous avons amputé *à des plantules cultivées à l'obscurité*, soit des pointes radiculaires extrêmement courtes (2 mm. de longueur), soit encore, mais exceptionnellement, des racines de plusieurs centimètres; nous les avons cultivées, les unes et les autres, dans des conditions rigoureusement standardisées.

On sait qu'en 1934, se basant sur les travaux de Robbins W. J. (1922), White P. R. mit définitivement au point la technique de la culture des racines *in vitro* (1). A la suite des travaux de ces auteurs, il est actuellement possible de cultiver, au laboratoire, des racines séparées de la plante mère. A partir d'un seul fragment radiculaire initial ou « clone », on est parvenu à permettre le développement des racines pendant un temps que l'on considère comme pratiquement illimité (une culture clonique de *Solanum Lycopersicum* prospère ainsi depuis plus de quatre ans).

En 1936, nous avons décidé d'utiliser cette technique récente pour reprendre l'étude des facteurs responsables de la néoformation radiculaire.

(1) Robbins, W. J., *Bot. Gaz.*, **73**, p. 376, 1922; **74**, p. 59, 1922.
White, P. R., *Plant Phys.*, **9**, p. 585, 1934.

Malheureusement, la culture des racines n'en est encore qu'à ses débuts, la plupart des recherches effectuées jusqu'à présent n'ayant eu pour but principal que l'amélioration de la technique.

Malgré les remarquables rendements qui ont été réalisés, les résultats ne sont pas aussi concordants qu'on pourrait le souhaiter. Les contradictions abondent d'un auteur à l'autre, voire chez le même auteur, d'une publication à l'autre (2).

Ces contradictions n'ont rien d'étonnant. En effet, des méristèmes isolés, cultivés dans les mêmes conditions, sont loin de se développer d'une manière comparable. Une excessive variabilité individuelle est régulièrement observée; elle concerne l'allongement des racines et leur ramification, de même que l'allongement et la ramification des radicelles.

Dès nos premières expériences nous avons attaché une grande importance à cette déconcertante variabilité que Robbins W. J. et ses collaborateurs avaient signalée et dont ils avaient commencé l'étude (3). Elle a servi de point de départ à notre recherche.

Devant les résultats décevants que donne la culture des racines, force nous a été d'adopter immédiatement une rigoureuse discipline de travail, afin de standardiser nos conditions de culture et de pouvoir aborder notre problème en utilisant un matériel qui paraissait rebutant. De plus, vu la complexité des résultats et le but spécial de notre recherche, nous avons dû reprendre à la base l'étude détaillée du développement des racines isolées.

TECHNIQUE.

Nous avons tout d'abord trié une à une des graines de *Zea Mays* et de *Triticum Vulgare*, afin de n'en garder, dans chaque lot, que les plus comparables tant au point de vue de la grosseur qu'à celui de l'aspect. Nous les avons désinfectées pendant 5 heures (Maïs) ou 3 heures (Blé) à l'hypochlorite sodique (eau de Javel étendue) titrant 1 % de Cl actif. Après avoir été rincées aseptiquement, ces graines ont été introduites dans des boîtes de Pétri stériles contenant 3 épaisseurs de papier Joseph (n° 120

(2) C'est ce que nous montrerons de façon détaillée dans l'exposé complet de nos recherches, qui sera publié très prochainement.

(3) Robbins, W. J., et White, V. B., *Bot. Gaz.*, **98**, p. 209, 1936, et p. 520, 1937.

Robbins, W. J., et Bartley Schmidt, *Bot. Gaz.*, **99**, p. 671, 1938.

de DURIEUX) et quelques cc. d'eau distillée. La germination s'est effectuée à l'obscurité et à 26°5 C. de température.

Après 3 jours, ou 6 jours d'incubation, ou plus selon les cas :

a) *Pour les cultures de méristèmes :* la pointe radiculaire de la racine principale des plantules a été amputée; elle mesurait au plus 2 mm. de longueur (portion méristématique, coiffe et peut être une petite partie de la région d'élongation).

b) *Pour les cultures de racines :* les racines principales des plantules ont été sectionnées en tronçons de 1 cm., et la pointe radiculaire amputée comme ci-dessus.

Chaque pointe et chaque fragment radiculaire sont mis individuellement en culture.

La formule de milieu que nous avons adoptée est celle que WHITE P. R. [4] a établie en 1934 pour la culture illimitée des racines de *Solanum Lycopersicum*; elle s'est révélée efficace pour le développement des racines de nombreuses Dicotylées [5]. Notre solution de base contient, par litre d'eau bidistillée : 0.141 gr. de $Ca(NO_3)_2$; 0.073 gr. de $MgSO_4 . 7H_2O$; 0.080 gr. de KNO_3; 0.064 gr. de KCl; 0.012 gr. de KH_2PO_4; 0.002 gr. de $FeSO_4 . 7H_2O$ [WHITE P. R. utilise du $Fe_2(SO_4)_3$] et 20 gr. de glucose. Les substances employées étaient purissimes.

Certaines cultures ont été faites en présence d'extrait de levure autolysée. Voici comment est préparé cet extrait. On fait bouillir pendant une demi-heure dans 100 cc. d'eau bidistillée, 0.5 gr. de levure séchée, conservée en exsiccateur. Le liquide est filtré et ramené au volume initial après refroidissement. Par litre de solution on prend 20 cc. de cet extrait. Nous avons fait usage de levure de boulangerie, de la marque Levure Royale, Bruges.

Dans d'autres cas, de l'hétéroauxine (acide indol-β-acétique de la maison Hoffmann-La Roche et C^ie^) a été ajoutée au milieu de culture à raison de 1.7 ou 1.5 mgr. par litre de solution.

Comme flacons de culture nous avons employé des Erlenmeyer de 250 cc. de capacité, contenant 100 cc. de solution, ou des tubes de 20 cm. sur 3 contenant 30 cc. de solution. Les uns et les autres étaient en verre Boromica (Val-Saint-Lambert).

Toutes les cultures ont été réalisées dans une cave aménagée à cet effet; cette dernière, maintenue à la température constante de 26°5 C. à l'aide d'un thermorégulateur, était ventilée continuellement. Flacons d'Erlenmeyer et tubes étaient placés à

---

(4) *Loc. cit.*

(5) WHITE, P. R., *Plant Phys.*, **13**, p. 391, 1938.

0.50 m. de distance de lampes Philips Arlita de 110 V-60 W, éclairées jour et nuit.

Dans la plupart des cas la durée de la culture a été de un mois.

***

Dans nos recherches préliminaires, nous avons constaté que si nous établissons les résultats des expériences par les méthodes préconisées par nos prédécesseurs, ces résultats sont peu concordants et peu significatifs.

En effet, les auteurs ont fait soit la moyenne globale des résultats individuels en fin de culture, soit la moyenne des masses sèches finales ou bien encore ils se sont basés sur des index de croissance totalisant la longueur moyenne des racines et celles de toutes les radicelles. Vu l'amplitude considérable des écarts observés, semblables procédés sont inacceptables; ils faussent les résultats, car ils ne donnent qu'une approximation trop grossière des phénomènes. Ils confondent souvent des rendements individuels contradictoires.

Nous avons substitué aux méthodes globales dont nous venons de parler une méthode beaucoup plus minutieuse. Tous les deux jours et pendant toute la durée de la culture, nous avons observé chaque racine en particulier. Nous en avons mesuré la longueur, noté le nombre et la longueur des radicelles de 1er ordre (r_1), de 2^{e} ordre (r_2), de 3^{e} ordre (r_3), etc. En fin de culture, les racines qui avaient réalisé des longueurs finales comparables ont été groupées par lots; chaque lot a été soigneusement étudié.

Nous avons tenu compte d'un facteur d'une très grande importance, qu'on a négligé jusqu'ici; c'est le « bagage » — si l'on peut s'exprimer ainsi — que le méristème emporte avec lui lorsqu'on le sépare de la plantule.

C'est ainsi que nous avons tout d'abord recherché l'influence que pourrait exercer le caractère variétal. Dans ce but furent utilisées des graines du commerce (*Zea Mays* var. *Cinquantino* provenant de la maison Belot, de Liége), des graines sélectionnées (*Zea Mays* var. *Blanc des Landes*, provenant de la maison Vilmorin, de Paris) et, enfin, des graines de lignée pure (*Triticum vulgare*, lignée P. 134.37 que M. le Prof^{r} Lathouwers, de l'Institut Agronomique de Gembloux, a bien voulu mettre à notre disposition).

Il a toujours été tenu compte de l'âge chronologique, de l'âge

physiologique (6) et de la vigueur des plantules au moment où ont été amputés les méristèmes.

Pour la culture des méristèmes, nous nous sommes astreint à ne cultiver que le méristème terminal des racines principales des plantules (et non, indistinctement, des méristèmes de racines et de radicelles).

Pour l'emploi de cette technique minutieuse, nous nous sommes placé dans les conditions les plus favorables possible, pour entreprendre notre recherche. Celle-ci comprendra deux grandes parties :

I. Une étude préliminaire ayant trait au développement des racines isolées en milieu déficient (sans extrait de levure) ou en milieu complet (pourvu d'extrait);

II. Une étude basée sur les résultats acquis dans la première partie et concernant la néoformation radiculaire sur les racines isolées (milieu pourvu d'hétéroauxine).

La présente note est un exposé préliminaire de notre recherche; nous en publierons prochainement les résultats complets.

PREMIÈRE PARTIE.

DÉVELOPPEMENT DES MÉRISTÈMES RADICULAIRES ISOLÉS, EN MILIEU MINÉRAL GLUCOSÉ DÉPOURVU OU POURVU D'EXTRAIT DE LEVURE.

Dans un but de simplification d'exposé nous verrons tout d'abord les résultats obtenus après un mois de culture; après quoi nous verrons le comportement des racines au cours du mois de culture.

Résultat final après un mois de culture.

a) *En milieu dépourvu d'extrait de levure.* — Selon le genre (*Zea Mays*, *Triticum Vulgare*) et la variété cultivée (*Zea Mays* var. *Cinquantino*; *Zea Mays* var. *Blanc des Landes*), il existe

(6) Age chronologique : plantules en germination depuis 3 jours, depuis 6 jours, 10 jours, etc.

Age physiologique : il est différent de l'âge chronologique en ceci qu'il fait intervenir le stade de développement des plantules. Après 3 jours de germination, les plantules peuvent être plus ou moins développées : elles ont un âge physiologique différent.

Dans la recherche actuelle, nous avons basé sur la longueur de la racine principale des plantules l'appréciation de l'âge physiologique.

des différences très nettes et caractéristiques dans le mode de développement des racines (fig. 1).

On observe toujours dans la culture des pointes radiculaires, des écarts individuels considérables : racines longues ou courtes; peu ou pas ramifiées ou, au contraire, très ramifiées; radicelles longues ou courtes, etc.

Malgré la sélection variétale des graines (racines provenant de plantules sélectionnées ou de lignée pure), il persiste encore de très grands écarts individuels dans les résultats.

Quelle que soit l'espèce ou la variété cultivée :

1. Les racines de faible longueur finale sont, en général, les moins ramifiées; les racines de forte longueur finale sont les plus abondamment ramifiées;

2. Cependant des racines peuvent être courtes et porter des radicelles abondantes et bien ramifiées. D'autres peuvent être longues et très peu ramifiées. Il s'ensuit que pour des racines de longueur finale comparable, l'abondance de la ramification peut être fort variable.

Mais cependant, dans l'ensemble, on peut dire qu'il n'existe pas de rapport de proportionnalité soit directe soit inverse entre la longueur finale des racines et l'abondance des radicelles. Croissance de la racine et production des radicelles sont deux phénomènes qui ne dépendent nullement l'un de l'autre.

L'âge chronologique et l'âge physiologique des plantules sur lesquelles sont prélevés les méristèmes sont des facteurs qui modifient le rendement des cultures (fig. 2) :

3. Les rendements sont moins bons à mesure qu'augmente l'âge chronologique des plantules dont proviennent les méristèmes; ils deviennent à peu près nuls pour les méristèmes des plantules âgées de 20 jours et épuisées;

4. Pour un même âge chronologique des plantules, les rendements sont meilleurs pour les méristèmes provenant de plantules d'âge physiologique le plus grand (par exemple, les méristèmes des plantules les mieux développées au 3^{e} jour de germination donnent de meilleurs rendements de culture que ceux des plantules moins développées; de même les méristèmes paraissent déficients s'ils proviennent de plantules qui ont atteint un certain stade de développement en 6 jours au lieu de 3).

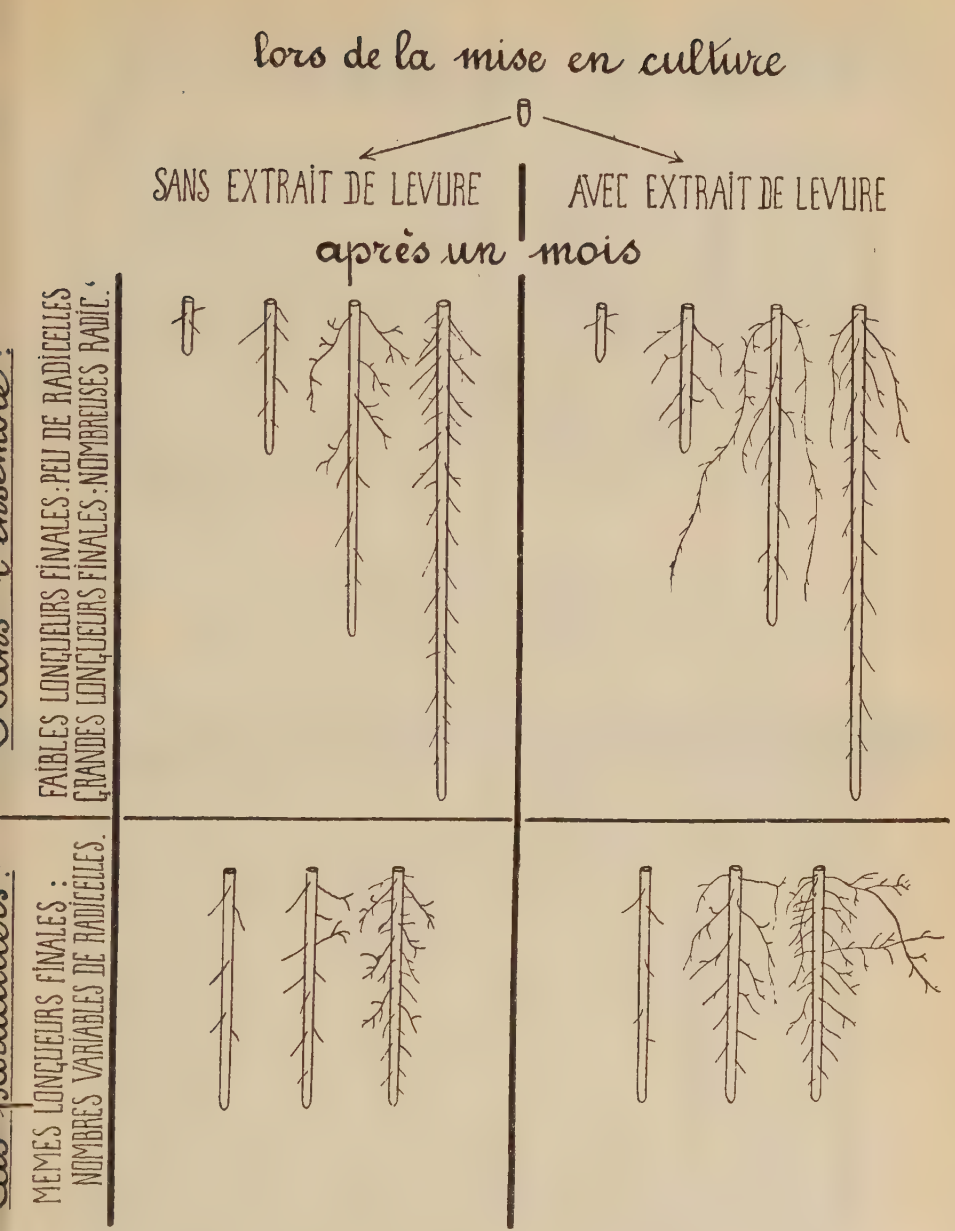


FIG. 1. — *Variabilité des résultats individuels de la culture des racines isolées.*
elle que soit l'espèce ou la variété cultivée, quelle que soit la sélection du « matériel » culture (méristèmes prélevés sur des plantules de même âge physiologique, de même neur, etc.), que ce soit en milieu pauvre ou en milieu complet, on observe inévitablement des écarts individuels considérables.

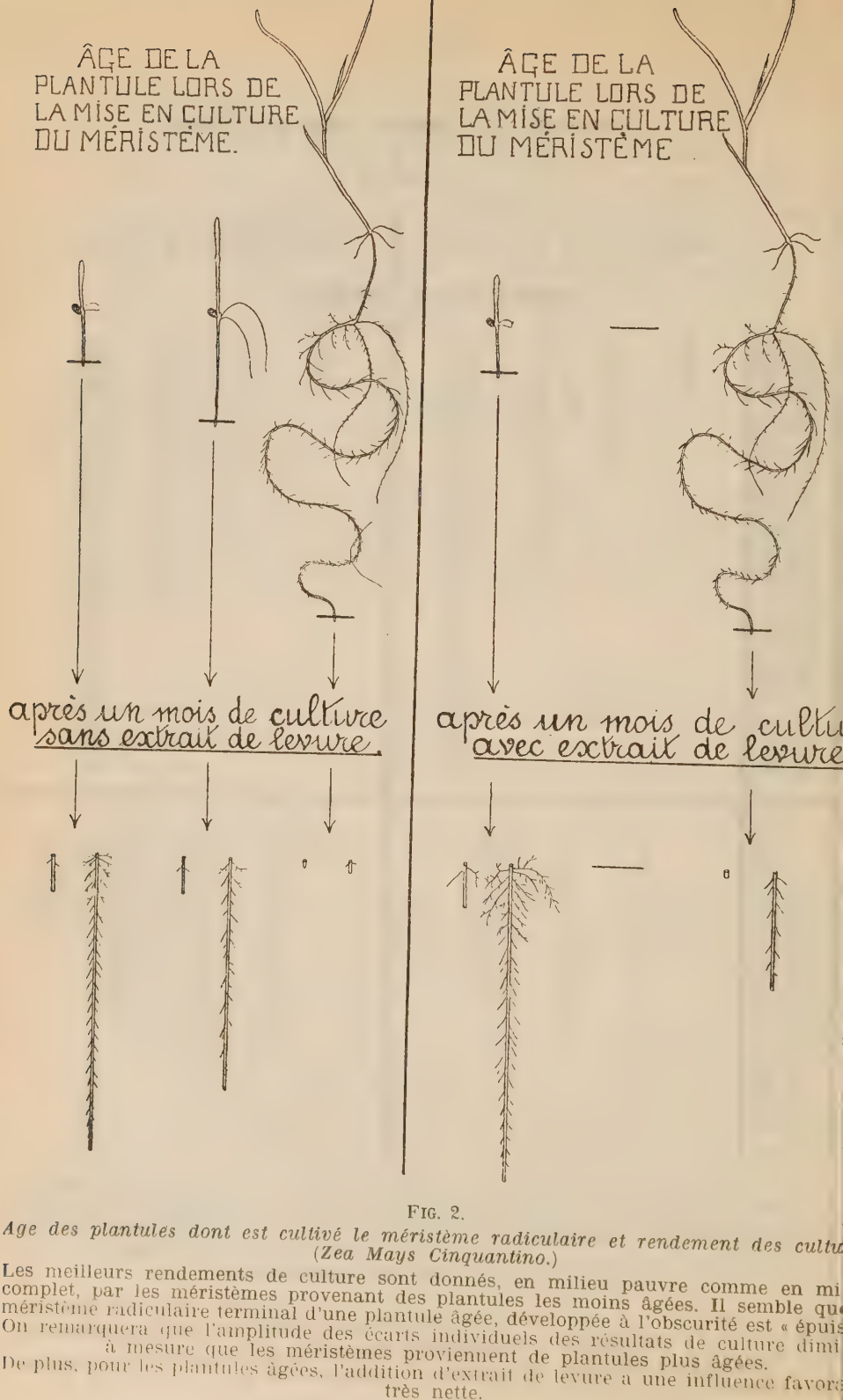


FIG. 2.

Age des plantules dont est cultivé le méristème radiculaire et rendement des cultu (Zea Mays Cinquantino.)

Les meilleurs rendements de culture sont donnés, en milieu pauvre comme en mi complet, par les méristèmes provenant des plantules les moins âgées. Il semble qu méristème radiculaire terminal d'une plantule âgée, développée à l'obscurité est « épuis On remarquera que l'amplitude des écarts individuels des résultats de culture dimi à mesure que les méristèmes proviennent de plantules plus âgées.

De plus, pour les plantules âgées, l'addition d'extrait de levure a une influence favora très nette.

b) *En milieu pourvu d'extrait de levure.* — La culture des méristèmes présente, dans l'ensemble, les mêmes caractéristiques que la culture en milieu sans extrait. La variabilité individuelle est tout aussi considérable, voire même plus (fig. 2 et 3).

Le milieu réputé complet améliore le rendement des cultures en permettant uniquement à un plus grand nombre de racines d'atteindre des longueurs finales importantes et des nombres de radicelles élevés. Pour les racines de Maïs, les longueurs finales maxima ont la même valeur en présence ou en l'absence d'extrait de levure. Pour celles de Blé cependant, la longueur finale maximum obtenue avec l'extrait de levure est presque double de celle qui a été réalisée sans extrait. Les nombres maxima de r_1 sont plus élevés en présence d'extrait que sans extrait sur les racines de *Maïs Blanc des Landes* et de *Triticum*; ils sont comparables, avec et sans extrait, pour les racines de *Maïs Cinquantino*.

Comportement, au cours de la culture, des pointes radiculaires isolées.

Dès le lendemain de la mise en culture, les méristèmes isolés de Maïs et de Blé commencent leur activité. Il se manifeste déjà, dès les tout premiers jours, de grandes différences de comportement individuel. Ces différences s'accentuent graduellement en fonction du temps. Il est donc difficile de ramener à un seul type le développement des racines isolées cultivées dans les mêmes conditions. On peut cependant relever des caractéristiques essentielles communes à toutes les racines étudiées, dans les limites de variabilité observées.

Les faits dont il va être question sont valables pour les racines de *Zea Mays* var. *Cinquantino* et var. *Blanc des Landes*, comme pour celles de *Triticum*, en milieux pourvus et dépourvus d'extrait de levure.

Voyons tout d'abord comment s'opère la croissance de la racine isolée :

Faibles au début de la culture, les vitesses de croissance augmentent généralement à partir du deuxième jour, conservent alors une valeur constante (pendant un temps plus ou moins long selon les cas individuels), diminuent ensuite brusquement et deviennent nulles pendant plus ou moins longtemps (fig. 3).

Très fréquemment, chez les racines isolées des deux variétés de Maïs, on observe une nette hypertrophie des méristèmes terminaux lorsque les courbes de croissance atteignent le palier

en question. Cette hypertrophie peut s'étendre sur un centimètre de longueur. Tout se passe comme si les méristèmes subissaient une « crise de croissance ».

Il est des racines qui, une fois ce palier atteint, cessent définitivement de croître, tandis que d'autres manifestent une reprise de la croissance, bientôt suivie d'un nouveau palier. Plusieurs racines présentent deux ou trois reprises suivies chacune d'un plateau (fig. 3, nos 3 et 4).

Quant à l'apparition des radicelles sur les racines isolées, on observe les premières ébauches méristématiques au plus tôt

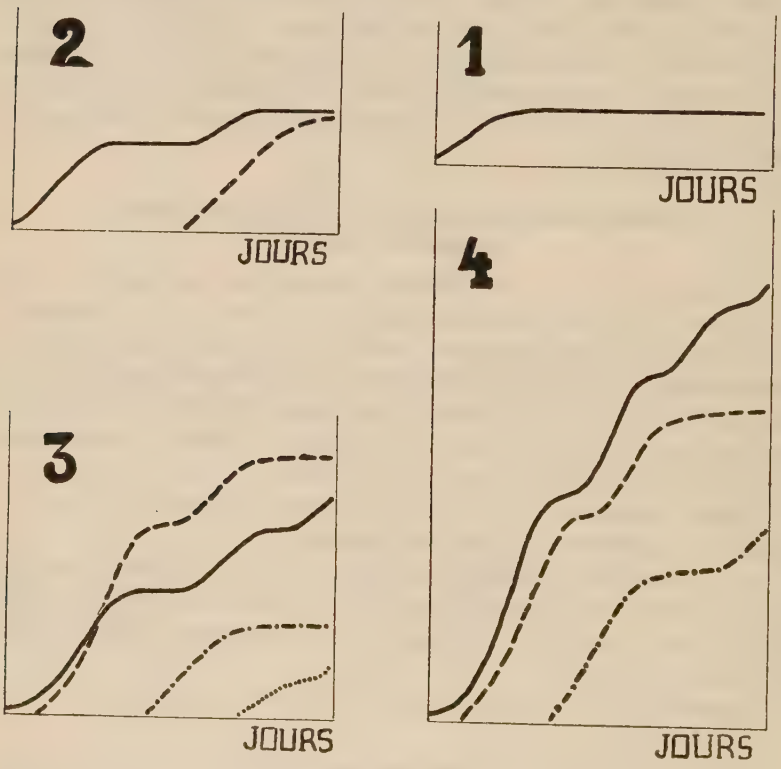


FIG. 3. — *Courbes de croissance et courbes de nombres de radicelles.*

Ces diagrammes schématisés résument le comportement des méristèmes cultivés. D'une racine à l'autre, les différences sont considérables.
Les courbes de croissance (traits ininterrompus) ont l'allure sigmoïde.
La plupart des racines ont une croissance périodique (diagr. 2, 3 et 4).
Les courbes de nombres de radicelles (traits interrompus) ont également l'allure sigmoïde.
Remarquer la correspondance des paliers et des reprises de ces deux sortes de courbes.

quatre jours après la mise en culture (Maïs et Triticum). Les radicelles se forment à l'extrémité proximale des racines et en progression acropète. Parfois les radicelles qui apparaissent en fin de culture sont hypertrophiées.

Le nombre des radicelles augmente irrégulièrement, par à-coups, au cours de la culture. Les courbes de la figure 3 (nombre de radicelles produites) présentent, comme les courbes de croissance de la racine, des paliers et des reprises successifs.

L'étude de ces courbes nous indique que la croissance de la racine et la production de radicelles s'effectuent selon un certain rythme; il y a là une nette périodicité généralisée de deux phénomènes indépendants l'un de l'autre, mais simultanés. Un arrêt dans la croissance de la racine correspond très souvent à un arrêt dans l'apparition des radicelles, mais il ne semble pas que l'un provoque l'autre. Avec la reprise de croissance de la racine on observe très fréquemment une augmentation du nombre des radicelles de 1er ordre.

Lorsqu'il y a fléchissement dans les courbes de nombre des r_1, apparaissent souvent les r_2; de même les r_3 se forment généralement lorsque le nombre de r_2 devient stationnaire et ainsi de suite.

Une action très nette de l'extrait de levure est de ralentir, au cours des premiers jours de culture, la croissance des racines isolées (action inhibitrice d'auxine présente dans l'extrait de levure et détruite progressivement ?).

Dans nos conditions de culture, qui n'ont pas fait intervenir de repiquages successifs des méristèmes cultivés, la croissance des racines de *Zea Mays* est nettement limitée, qu'il y ait ou non de l'extrait de levure dans le milieu. Cet arrêt de la croissance se manifeste également pour les racines de *Triticum*, mais exclusivement en milieu ne contenant pas d'extrait; en milieu pourvu d'extrait, la croissance des racines de Blé devient le plus intense dans les derniers jours de culture, si bien que les courbes manifestent une reprise très importante (les racines de *Triticum* pourraient peut-être, par repiquages successifs, être cultivées indéfiniment ?).

DISCUSSION.

Il y a invariablement dans toutes les séries de culture, que ce soit en l'absence ou en présence d'extrait de levure dans le milieu, de très grandes différences dans le développement des racines isolées. Les racines s'allongent et se ramifient très diver-

sement. Cette variabilité de comportement se manifeste dès les premiers jours de culture. La grandeur des écarts est considérable.

Les variations individuelles ne peuvent être attribuées à une déficience quelconque ou à une toxicité du substrat, puisque certaines racines se développent admirablement en milieu déficient comme en milieu complet. L'emploi d'extrait de levure n'atténue pas l'amplitude des écarts, pas plus qu'il n'empêche de nombreuses racines de ne manifester qu'un développement tout à fait médiocre.

L'extrait de levure a uniquement pour effet de permettre à un plus grand nombre de racines d'atteindre les longueurs finales les plus importantes. Il peut provoquer également, chez les racines de *Zea Mays*, un considérable allongement de beaucoup de radicelles et permettre parfois leur intense ramification.

La cause profonde des variations individuelles est d'ordre interne. Nous sommes nettement ici en présence de facteurs limitants ne provenant pas du substrat de culture, mais internes aux racines et irremplaçables par l'extrait de levure.

Ces « facteurs » sont responsables de la croissance et de la ramification des racines isolées, dont ils régissent le développement. Ils s'épuisent progressivement au cours de l'allongement de la racine-mère, lorsque celle-ci est encore solidaire de la plantule qui se développe à l'obscurité.

Nous pensons que la présence de ces « facteurs » — présence variable selon l'espèce, la variété, l'âge chronologique, l'âge physiologique et l'état métabolique des plantules, variable également selon chaque méristème individuel — occasionne la grande variabilité observée dans les résultats de culture [7].

DEUXIÈME PARTIE.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA NÉOFORMATION RADICULAIRE SUR LES RACINES CULTIVÉES ISOLÉMENT.

Nous venons de conclure que chaque méristème isolé est caractérisé par des « potentialités » de croissance et de ramification qui lui sont propres.

---

[7] Voir, à ce sujet, DELARGE, L., *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, t. LXXI, fasc. 1, p. 73, 1939; t. LXXI, fasc. 2, p. 145, 1939.

Les potentialités rhizogènes des racines isolées sont-elles illimitées ? Peut-on les épuiser ? C'est ce que nous allons tâcher d'élucider dans cette deuxième partie.

Pour résoudre ce problème nous avons emprunté une voie détournée.

On sait que l'hétéroauxine (acide indol-β-acétique) peut provoquer un allongement considérable des tiges et des feuilles, mais exerce, sur les racines, un effet tout à fait différent lorsqu'elle est appliquée sur celles-ci à fortes concentrations (0.5 à 2 mgr. par litre).

Selon Geiger et Burlet [8], les racines isolées cultivées en présence d'hétéroauxine à des concentrations de cet ordre manifestent une inhibition considérable de l'allongement et, simultanément, une abondante prolifération de radicelles.

Il nous a paru intéressant de rechercher comment réagiraient à l'action de l'hétéroauxine les racines cultivées *in vitro*, de comportement si variable. Ces dernières formeront-elles plus de radicelles que lorsque l'hétéroauxine n'est pas incorporée au milieu ? Les réactions des diverses racines seront-elles les mêmes ? Bref, cela nous amènera à voir si réellement l'hétéroauxine est un facteur rhizogène, comme on l'a prétendu à maintes reprises.

Rappelons que les pointes radiculaires ou les fragments de racines qui ont servi à ces expériences ont été cultivées en solution minérale glucosée dépourvue d'extrait de levure et contenant 1.5 mgr. ou 1.7 mgr. d'hétéroauxine par litre de solution.

A. — LES POTENTIALITÉS RHIZOGÈNES DES RACINES ISOLÉES.

1. Culture de méristèmes radiculaires soumis, dès leur isolement, à l'action de l'hétéroauxine.

Nous savons maintenant que si des méristèmes sont cultivés en solution minérale glucosée, sans hétéroauxine, on obtient, après un mois de culture, des racines en général allongées et ramifiées, avec cependant de très grands écarts individuels.

Dès l'isolement des méristèmes de Maïs et de Blé, plaçons ces derniers en solution minérale glucosée pourvue d'hétéroauxine. L'allongement de la pointe radiculaire est immédiatement inhibé, mais diffère d'une racine à l'autre (fig. 4).

L'hétéroauxine a pour action très nette de provoquer l'appa-

---

[8] Geiger-Huber et Burlet, *Jahrb. f. Wissensch. Bot.*, **84**, p. 231, 1936.

rition, après 8 à 10 jours de culture, d'une multitude de radicelles et d'ébauches de radicelles sur la plupart des pointes radiculaires. Ces radicelles sont hypertrophiées et restent courtes.

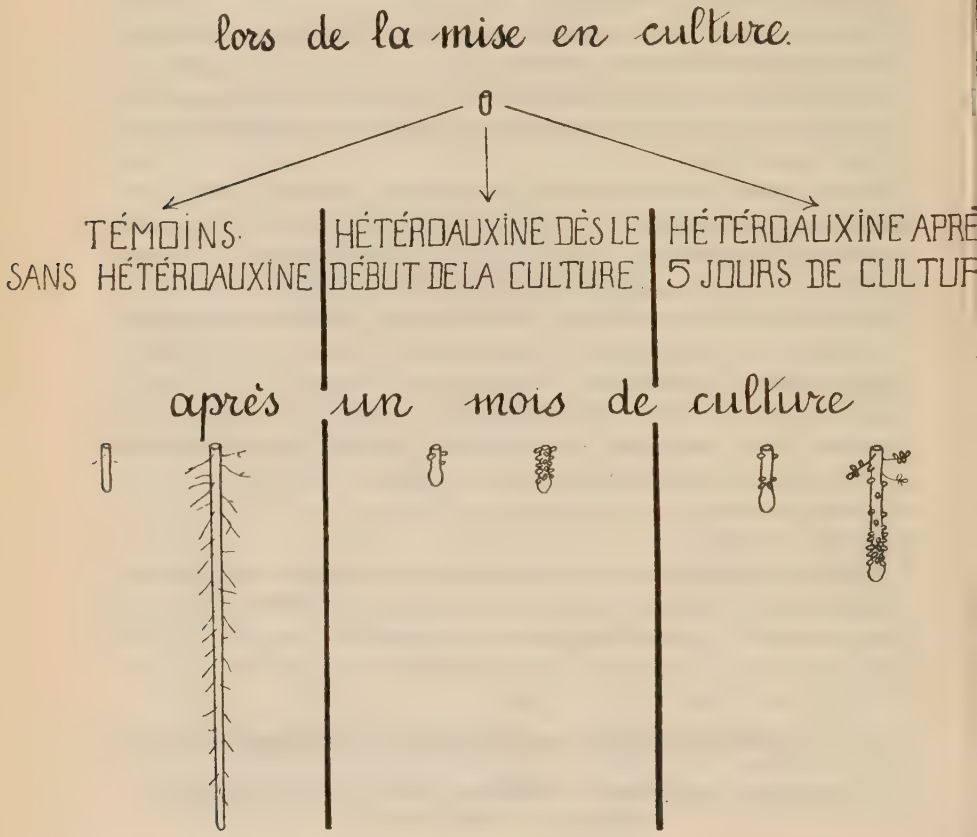


FIG. 4. — *Influence de l'hétéroauxine sur les résultats de culture des méristèmes isol*

A la concentration de 1.7 mgr. par litre, l'hétéroauxine inhibe la croissance des racin provoque un accroissement diamétral des régions méristématiques et des régions d'allo gement. Elle a pour effet une intense prolifération d'ébauches de radicelles, ma exclusivement localisée à ces mêmes régions embryonnaires de la racine.

Les différentes racines ne réagissent pas de la même manière à l'action de l'hétéroauxi (inhibition de la croissance et activation mitosique variables).

Remarquons que certaines pointes radiculaires ne portent, malgré tout, que peu ou pas de radicelles.

En général, le nombre final des radicelles ou de leurs ébauches est plus élevé que si les pointes radiculaires n'avaient pas été soumises à l'action de l'hétéroauxine.

2. Culture de méristèmes radiculaires pendant cinq jours en solution minérale glucosée; l'hétéroauxine n'est ajoutée au milieu que le cinquième jour.

Pendant les 5 premiers jours les racines de Maïs et de Blé ont commencé à s'allonger et à se ramifier.

Dès l'addition d'hétéroauxine la croissance des racines et des radicelles est immédiatement suspendue. Les méristèmes augmentent de diamètre.

Six jours au plus tôt après l'addition d'hétéroauxine au milieu, on aperçoit de nombreuses ébauches de radicelles qui se localisent en grande quantité aux environs immédiats des méristèmes et des régions d'allongement, ce qui est un fait très particulier (fig. 4).

Ces radicelles sont hypertrophiées et restent courtes.

Notons encore que certaines racines ne montrent pas cette abondante prolifération de radicelles malgré l'action de l'hétéroauxine.

3. Culture de racines fragmentées.

Nous avons complété et confirmé les résultats intéressants que nous venons de signaler, par la culture de racines principales de plusieurs centimètres de longueur, isolées de la plantule et fragmentées en tronçons d'un centimètre de longueur.

Des cultures témoins ont été faites en solution minérale glucosée, sans hétéroauxine.

Pour ces expériences nous avons employé exclusivement des racines de *Zea Mays* var. *Cinquantino*. Nous ne parlerons ici que des tronçons de racines et nous ne dirons rien des méristèmes isolés dont le comportement est le même que celui des méristèmes dont il a été question plus haut (fig. 5).

a) *Résultats de culture, en l'absence d'hétéroauxine.* — Les différents tronçons d'une même racine portent des radicelles en nombre fort variable; d'aucuns peuvent même n'être pas du tout ramifiés. Apparues au plus tôt le 4e jour de culture, les radicelles sont, après un mois, tantôt courtes, tantôt longues de plusieurs centimètres, tantôt très ramifiées, tantôt peu ou pas ramifiées.

Des racines de longueur totale comparable, prélevées sur des plantules comparables (de même âge chronologique et physiologique), peuvent avoir des tronçons isolés très diversement ramifiés en fin de culture.

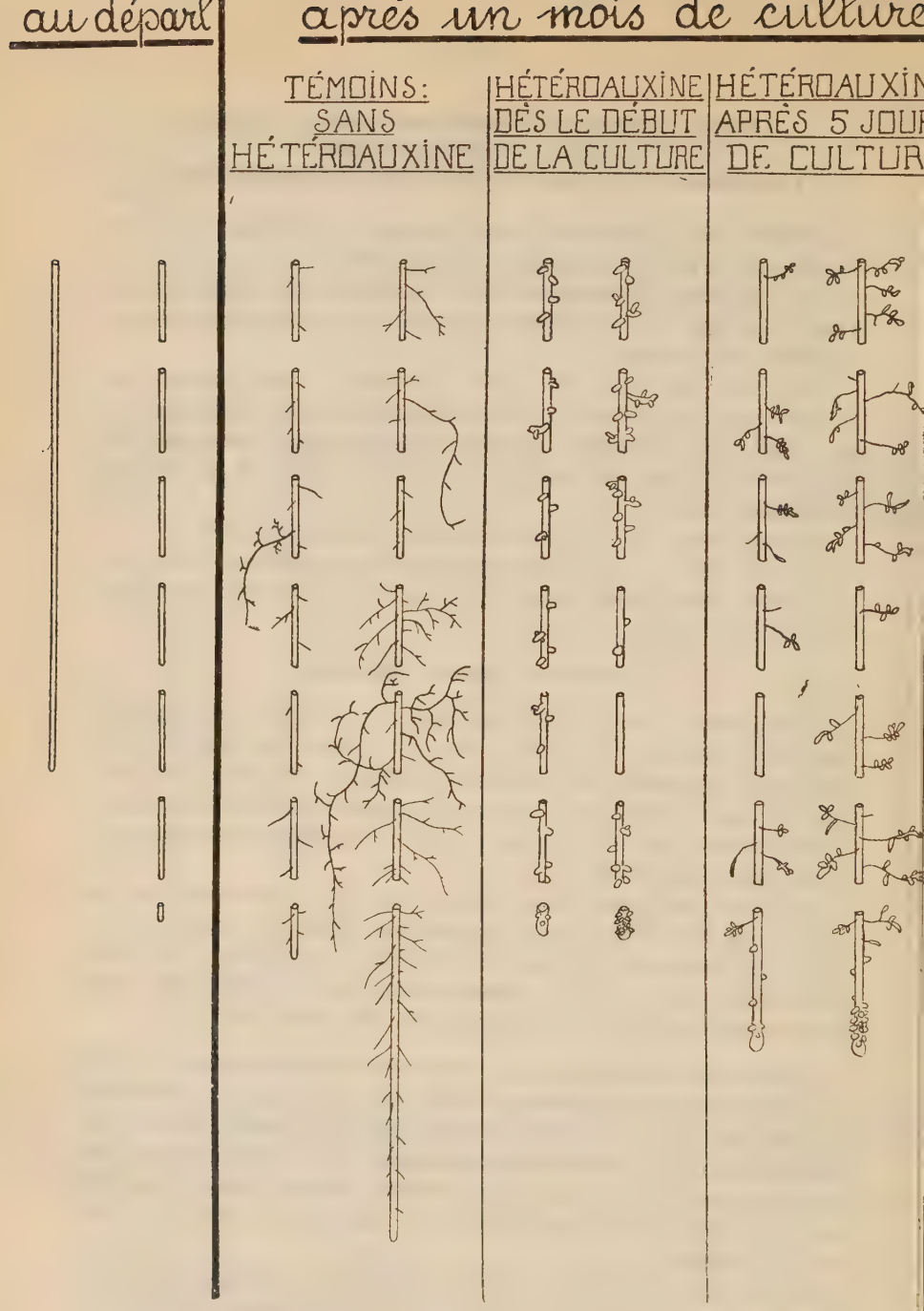


FIG. 5. — *Influence de l'hétéroauxine sur les racines fragmentées cultivées isolémer*
Noter, tout d'abord, la variabilité des résultats chez les racines témoins, non soumis à l'action de l'hétéroauxine (les différents tronçons d'une même racine se comporte de manière diverse).

L'hétéroauxine inhibe la croissance des radicelles. Elle n'exerce d'activation mitotiq que sur les portions jeunes des racines et des radicelles (zones méristématiques zones d'allongement).

Il n'y a pas de polarité dans l'apparition des radicelles sur les racines, sauf quelquefois dans le tronçon distal (tronçon qui, dans la racine entière, succédait immédiatement au méristème terminal). Dans le tronçon en question, les radicelles se localisent parfois à l'extrémité qui était en connexion avec le méristème de la racine avant la fragmentation.

Les résultats sont déconcertants, tellement sont importants, ici encore, la variabilité individuelle et tellement varie le comportement des divers tronçons de la même racine.

Tout se passe comme si les divers niveaux d'une même racine ne possédaient pas les mêmes potentialités rhizogènes. Celles-ci semblent localisées irrégulièrement dans le corps de la racine.

De plus, des radicelles apparues au même niveau d'une racine peuvent se développer très différemment.

b) *Racines fragmentées mises, dès le début de la culture, en présence d'hétéroauxine.* — D'une racine à l'autre, et pour la même racine, d'un tronçon radiculaire à l'autre, on observe la même variabilité des résultats que lorsque le milieu est dépourvu d'hétéroauxine.

L'action de l'hétéroauxine se manifeste par une surproduction de radicelles, mais exclusivement dans le tronçon radiculaire distal et parfois aussi dans le tronçon immédiatement suivant. L'hétéroauxine n'a pas cette action sur les autres portions de la racine.

Toutes les radicelles formées restent courtes et sont hypertrophiées.

c) *Racines fragmentées cultivées 5 jours en milieu minéral glucosé; l'hétéroauxine n'est ajoutée qu'au 5e jour.* — Dans ce cas l'hétéroauxine n'exerce plus aucune action sur le corps même des racines; elle ne provoque aucune surproduction de radicelles sur les tronçons. Mais elle inhibe immédiatement la croissance de toutes les radicelles et fait apparaître *sur celles-ci* de nombreuses ébauches méristématiques, localisées aux pointes.

Ceci montre clairement que l'hétéroauxine n'exerce aucun effet sur les portions âgées des racines.

CONCLUSION.

Il est indéniable que l'hétéroauxine a pour effet de provoquer l'apparition de radicelles en nombre plus élevé que si cette substance n'est pas incorporée au substrat.

Sous l'action de l'hétéroauxine les radicelles supplémentaires sont limitées aux régions distales de la racine et des radicelles de premier ordre.

L'hétéroauxine cependant n'est pas capable de provoquer l'apparition de nombreuses radicelles sur toutes les racines cultivées. Malgré sa présence dans les milieux, il est des racines qui restent peu ou pas ramifiées.

L'abondance de la néoformation radiculaire est nettement limitée par un seuil individuel, propre à chaque racine et, de plus, par un seuil propre à son espèce végétale.

Il s'ensuit que l'hétéroauxine n'est pas un facteur rhizogène en soi, comme l'ont pensé certains auteurs. Elle ne peut être considérée comme un organisateur de structures. Dans nos expériences elle agit uniquement à la manière d'un « détecteur » des potentiels rhizogènes des racines.

Elle peut exercer tout au plus une action activatrice des mitoses sur les parties embryonnaires des racines, exclusivement, et cela à la manière de nombreux agents mécaniques et chimiques (9).

B. — PEUT-ON ÉPUISER LES « POTENTIALITÉS RHIZOGÈNES » DES RACINES ?

Cultivons des pointes radiculaires (2 mm.) de *Zea Mays* var. *Cinquantino* pendant 5 jours en solutions glucosées, sans hétéroauxine.

Au 5e jour, ajoutons de l'hétéroauxine au milieu. Comme nous l'avons déjà dit, il y a inhibition de la croissance des méristèmes et prolifération intense de radicelles.

Le 18e jour de culture, chaque racine est transplantée tout entière en milieu minéral glucosé dépourvu d'hétéroauxine. Les méristèmes reprennent aussitôt leur croissance (racines et radicelles).

Le 33e jour, on soumet de nouveau les racines à l'action de l'hétéroauxine. Cette fois les méristèmes des racines ne peuvent qu'exceptionnellement donner naissance à de nouvelles ébauches méristématiques. Les méristèmes des radicelles peuvent, eux, en former quelques-unes.

Il semble donc bien que les méristèmes ne soient pas capables de former indéfiniment des ébauches de radicelles sous l'in-

---

(9) Voir aussi Bouillenne, *Bull. Soc. Roy. des Sciences de Liège*, séance du 18 novembre 1937, n° 11, p. 334.

fluence répétée de l'hétéroauxine. Cette capacité diminue progressivement, car :

1° Les méristèmes principaux, soumis une seconde fois à l'action de l'hétéroauxine, ne manifestent plus l'abondante prolifération consécutive à la première action;

2° Les méristèmes des radicelles soumis à l'action de l'hétéroauxine ne forment que fort peu d'ébauches de radicelles en comparaison du nombre considérable qu'en produit le méristème principal lors de la première action.

En conclusion de la deuxième partie de notre recherche, nous dirons que l'hétéroauxine introduite en forte concentration dans le milieu de culture nous a donné les résultats suivants :

a) Inhibition de la croissance des pointes radiculaires (racines et radicelles);

b) Activation mitosique localisée exclusivement dans les portions méristématiques et dans la zone d'allongement des racines et des radicelles; aucune activation de ce genre sur les portions plus âgées;

c) Cessation de l'inhibition de la croissance dès que les racines sont soustraites à l'hétéroauxine;

d) Réapparition de l'inhibition de la croissance par une seconde intervention d'hétéroauxine, mais, cette fois, sans nouvelles formations d'ébauches radiculaires sur les racines principales, et activation mitosique moins intense sur les portions jeunes des radicelles.

Ainsi donc la culture des racines isolées *in vitro* telle que nous l'avons réalisée nous permet d'affirmer que l'hétéroauxine n'est pas un facteur rhizogène en soi; celle-ci conditionne la prolifération radiculaire dans la mesure où d'autres facteurs internes sont présents. Il semble que ces facteurs peuvent s'épuiser progressivement.

Nous aboutissons ainsi aux mêmes conclusions que Cooper W., Went, Bouillenne R. et M. [10].

Ces « facteurs », quels sont-ils ?

---

[10] Cooper, W., *Plant Physiology*, **10**, p. 789, 1935; *Bot. Gaz.*, **99**, p. 599, 1938.

Went, F., *Plant Physiology*, **13**, pp. 55-80, 1938.

Bouillenne, R. et M., *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **71**, 1, pp. 43-67, 1938.

Seraient-ce des facteurs substantiels (rhizocaline de BOUILLENNE et F. WENT) [11] qui existeraient dans certains méristèmes et seraient absents dans d'autres méristèmes ? Ou seraient-ce plutôt des facteurs d'ordre métabolique qui entreraient en jeu ? Autrement dit, la néoformation radiculaire dépendrait-elle uniquement d'une modification de métabolisme des cellules, sans l'intervention de substances organogènes hypothétiques ? C'est la difficile question qu'il reste à résoudre.

Laboratoire de Physiologie Végétale,
Institut Botanique de l'Université de Liége.

---

(11) BOUILLENNE, R., et WENT, F., *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 43, pp. 1-178, 1933.

M. HAYEZ, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, rue de Louvain, 112, Bruxelles.
(Domicile légal : rue de la Chancellerie, 4)

ACTION DES PHYTOHORMONES SUR LE DEVELOPPEMENT DES PLANTULES DE BETTERAVE SUCRIERE

(Note préliminaire)

par André WILLAM,

Licencié en Sciences Botaniques de l'Université de Liége.

INTRODUCTION

A la suite de la communication faite par le Prof. R. Bouillenne, au Congrès de l'Institut International de Recherches Betteravières de Bruxelles (janvier 1939), sur les hormones végétales et des considérations qui suivirent, M. Bouillenne nous a chargé d'étudier dans ses laboratoires l'action de certaines substances (phytohormone et vitamines) sur le développement et la teneur en sucre des Betteraves sucrières.

Jusqu'à présent, nous ne possédons que peu de travaux relatifs à l'action de ces diverses substances sur le déroulement du cycle biologique des plantes supérieures.

L'une, l'hétéroauxine a déjà été considérablement étudiée, mais surtout au point de vue de son activité comme hormone d'élongation ou comme porteur de corrélations : néoformation de racines, inhibition des bourgeons, activation du cambium.

De plus, de récents travaux ont montré que l'action de l'hétéroauxine appliquée à doses réactionnelles augmente considérablement le métabolisme des tissus à l'endroit d'application, en augmente le poids frais par concentration massive des substances de réserve et notamment des sucres [vérifiant ainsi l'hypothèse émise par R. Bouillenne, 1937 (1)] : « Les auxines aux concentrations non biologiques doivent être considérées comme des réactifs activant considérablement le métabolisme de la plante. »

Quant à l'action de l'hétéroauxine sur le développement des graines et des plantules, nous ne pouvons guère citer que les travaux de Davis (1937) (2), Grace (1938) (3), Thimman (1938) (4).

Nous avons décidé d'expérimenter non seulement avec l'hétéroauxine, mais aussi avec la vitamine B_1 ou thiamine et la vitamine B_6 ou acide nicotinique.

La vitamine B_1 (facteur antinévritique de la physiologie animale), s'est révélée comme indispensable à la croissance des racines cultivées « in vitro » et elle est considérée par divers auteurs comme une hormone de la croissance radiculaire [White (5) 1938, Bonner (6) 1937-38, Bouillenne (7) 1938].

La vitamine B_6 (facteur antipellagre), semble également favorable à la croissance des racines; Bonner (1938) (8) a montré que si l'on fait croître des racines de **Pisum sativum** dans un milieu minéral additionné de sucrose, vitamine B_1, acides aminés, il n'est guère possible d'obtenir une croissance ininterrompue pendant plus que 3 transferts hebdomadaires; si l'on ajoute à l'ensemble de l'acide nicotinique, la croissance peut s'étendre durant 10 semaines.

L'obligation de comparer l'effet de ces diverses substances sur la Betterave sucrière, par rapport à des plantes témoins rend indispensable l'utilisation de cultures standardisées, en milieu artificiel.

Nous avons utilisé pour nos essais la variété Hilleshög à petit bouquet foliaire.

TECHNIQUE

Les fruits, calibrés, triés, désinfectés par barbotage durant 20 minutes dans de l'eau de Javelle Lacroix à 2 %, sont placés dans des terrines de sable (stérile et purifié par lavage aux acides) humide (25 cc. d'eau, 75 cc. de sable).

La germination s'effectue à l'obscurité et à la température de 12°.

Après 10 jours, les plantules sont exposées à la lumière solaire dans une serre.

Le repiquage en solution se fait lorsque les cotylédons des plantules sont étalés.

La culture se fait en tanks de tôle non galvanisée et paraffinés (dimensions : 65 × 20 × 15 cm.).

La solution nutritive employée est la solution P. N. Hoagland, modifiée par nous pour la culture des betteraves sucrières (*).

Les solutions sont renouvelées tous les 15 jours et sont continuellement aérées.

Le traitement a consisté à ajouter à la solution nutritive les substances mentionnées ci-dessus, aux concentrations suivantes :

Vitamine B_1 . . .	0,066 mg. par litre;
	0,2 mg. par litre;
Vitamine B_6 . . .	0,5 mg. par litre;
Hétéroauxine . . .	0,2 mg. par litre;
	0,1 mg. par litre.

La durée du traitement a varié avec les expériences.

Nos observations ont porté sur l'examen de l'organographie des plan-

(*) Nous ne donnons pas ici plus de détails sur la technique de la germination et de la culture; celle-ci sera publiée complètement sous peu; elle a fait l'objet de recherches systématiques, réalisées à l'Institut de Botanique de l'Université de Liége, en collaboration avec la Raffinerie Tirlemontoise et l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave.

tules (nombre et taille des feuilles, grosseur de la racine et de l'hypocotyle), sur l'anatomie de la racine.

Nous avons aussi effectué de nombreuses mesures de poids frais, des micro-dosages de sucre selon la méthode de Folin-Wu, sur des échantillons soigneusement choisis chaque fois parmi les individus représentatifs de la moyenne.

RESULTATS EXPERIMENTAUX

Il nous a paru plus intéressant de traiter des plantules plutôt que de traiter des fruits; dans ce dernier cas, en effet, les germes vivants sont entourés d'une coque épaisse et ne peuvent donc recevoir une quantité connue de substance.

Les plantules choisies en vue des divers traitements ont été préalablement examinées de manière à ce que toutes, témoins et traitées, soient aussi comparables que possible; un nombre égal de jours de germination ne nous donne pas une certitude que les plantes se trouvent toutes dans le même état; cet âge chronologique doit être remplacé par la notion d'âge physiologique, ainsi que l'ont montré diverses recherches [Bouillenne et Demaret (9), 1935].

Un problème très important à résoudre dans la recherche qui nous occupe est donc de trouver des points de repère précis pour le diagnostic des stades physiologiques successifs par lesquels passe un individu.

Pour la Betterave, des recherches de longue haleine, entreprises à l'Institut de Botanique de Liége, par MM. Bouillenne, de Roubaix, Kronacher, Lazar et auxquelles nous avons collaboré, ont réussi à caractériser plusieurs phases biologiques.

Nous nous faisons un plaisir de remercier ces auteurs, qui nous ont permis d'utiliser une partie des résultats obtenus dans l'intérêt de notre travail.

Dès lors, nous avons traité nos plantules à des âges bien déterminés, qui coïncident avec des aspects extérieurs et un chimisme interne particulier.

Nous nous sommes intéressés à trois phases de vie :

1) Stade cotylédonnaire;
2) Stade de 2 feuilles;
3) Stade de 6 feuilles.

ACTION DE LA VITAMINE B_1 (Expérience préliminaire)

1) Stade cotylédonnaire.

Les plantules cultivées en solution nutritive et en pots sont traitées par de la vitamine B_1 à la concentration de 0,066 mg. par litre, durant 15 jours; la solution nutritive contenant la vitamine est renouvelée au bout de 8 jours.

Après 15 jours, les plantules qui ont deux feuilles et qui entrent dans

une autre phase de vie, sont soigneusement lavées et mises en culture dans les mêmes conditions que les témoins.

Les mensurations comparées que nous avons effectuées de moment en moment pendant deux mois, nous ont donné les résultats exprimés au Tableau I.

TABLEAU I.

ACTION DE LA VITAMINE B_1 AU STADE COTYLEDONAIRE

Etat des plantules	Témoins	Traitées
Au départ . . .	Longueur de l'hypocotyle moyenne sur 20 : 7,5 mm. Longueur de la racine moyenne sur 20 : 26 mm. Radicelles moyenne sur 20 : 0	Longueur de l'hypocotyle moyenne sur 20 : 8 mm. Longueur de la racine moyenne sur 20 : 25,5 mm. Radicelles moyenne sur 20 : 0
Après 1 semaine .	Longueur de l'hypocotyle moyenne sur 19 : 19 mm. Longueur de la racine moyenne sur 19 : 50 mm. Nombre de radicelles moyenne sur 19 : 4	Longueur de l'hypocotyle moyenne sur 18 : 23 mm. Longueur de la racine moyenne sur 18 : 40 mm. Nombre de radicelles moyenne sur 18 : 5
Après 2 semaines.	Surface des cotylédons moyenne sur 17 : 29 × 4 mm. Surface de la première feuille moyenne sur 17 : 17 × 4 mm.	Surface des cotylédons moyenne sur 18 : 30 × 4 mm. Surface de la première feuille moyenne sur 18: 15 × 3,5 mm.
Après 6 semaines.	Nombre de feuilles mortes moyenne sur 17 : 0 Nombre de feuilles vivantes moyenne sur 17 : 8 Feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$ moyenne sur 17 : 90 (50,30) Diamètre du pivot moyenne sur 17 : 2,5 mm. Poids frais total moyenne sur 17 : 3,2 gr.	Nombre de feuilles mortes moyenne sur 15 : 0 Nombre de feuilles vivantes moyenne sur 15 : 8 Feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$ moyenne sur 15 : 100 (55,33) Diamètre du pivot moyenne sur 17 : 3 mm. Poids frais total moyenne sur 15 . 4,1 gr.

Comme on le voit par l'examen de ce tableau, la vitamine B_1 appliquée à cette concentration de 0,066 mg. par litre et pendant 15 jours, sur des plantules au stade cotylédonnaire, ne semble avoir aucun effet sur la croissance (voir photo 1).

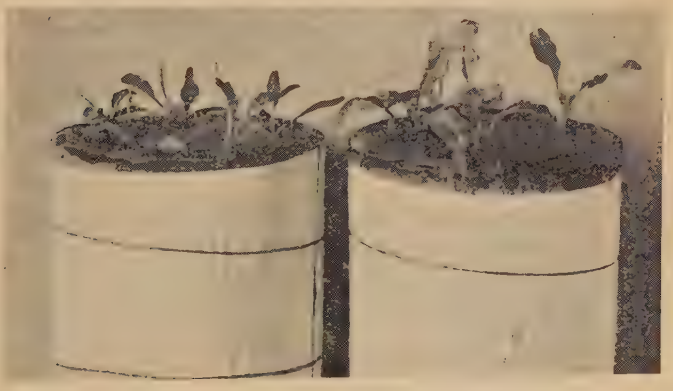
Une concentration double de 0,132 mg. par litre a été également essayée à ce stade sans résultat marquant.

Témoin **Vit. B_1** (1re série) **Vit. B_1** (2me série)

Photo nº 1.

De gauche à droite : un échantillon moyen de plantules témoins; deux échantillons moyens de plantules traitées au stade cotylédonaire par la vitamine B_1 (0,066 mg. par litre) pendant 15 jours.

Photo prise un mois après le début de l'expérience; pas de différence entre témoin et traitées.



Témoins **Vit. B_1**

Photo nº 2.

De gauche à droite : un pot de plantules témoins, un pot de plantules traitées au stade des deux premières feuilles par la vitamine B_1 (0,066 mg. par litre).

Photo prise après une semaine de traitement.

2) **Stade des deux premières feuilles.**

Des plantules ayant atteint le stade des 2 premières feuilles sont traitées par la vitamine B_1 à la concentration de 0,066 mg. par litre dans les mêmes conditions et durant le même laps de temps que dans l'expérience précédente.

Nous choisissons au départ 30 plantules traitées et 30 plantules témoins de taille et d'aspect aussi identiques que possible.

Après une semaine, les différences entre plantes traitées et plantes témoins sont déjà nettes; la photo n° 2 est très suggestive; dans leur ensemble, les plantules traitées sont de taille plus forte (pivot et bouquet foliaire).

La prise d'échantillons de quelques plantules en vue de la pesée donne le résultat suivant :

Après une semaine :

Une plantule témoin, 0,178 gr.; une plantule traitée, 0,272 gr. (moyenne sur 5 plantules).

Après 2 semaines :

Une plantule témoin, 0,287 gr.; une plantule traitée, 0,712 gr (moyenne sur 5 plantules).

Comme précédemment, nous interrompons le traitement après 15 jours; les plantules sont repiquées sur le même milieu que les témoins.

Le tableau 2 indique l'état comparatif des plantules après 6 semaines d'expériences.

TABLEAU II.

ACTION DE LA VITAMINE B_1 AU STADE DES DEUX PREMIERES FEUILLES

Etat des plantules	Témoins	Traitées Vit. B_1
Après 6 semaines.	Surface des cotylédons moyenne sur 17 : 33,4 mm.	Surface des cotylédons moyenne sur 20 : 35,5 mm.
	Nombre de feuilles moyenne sur 17 : 7	Nombre de feuilles moyenne sur 20 : 8
	Feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$ moyenne sur 17 : 100 (50,30)	Feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$ moyenne sur 17 : 100 (60,35)
	Diamètre du pivot moyenne sur 17 : 2,5 mm.	Diamètre du pivot moyenne sur 20 : 3 mm.
	Poids frais total moyenne sur 17 : 2,5 gr.	Poids frais total moyenne sur 20 : 3,3 gr.

Comme on le voit, si le nombre de feuilles des plantes traitées est le même que celui des témoins, la taille des feuilles exprimée par la formule $X = H\ (L \times l)$ où H représente la longueur totale de la feuille, L la longueur du limbe et l la largeur du limbe, est plus grande chez les

plantes traitées; le diamètre du pivot est aussi sensiblement plus important et le poids frais total de la plante plus considérable.

Cependant, l'écart entre plantes traitées et témoins après six semaines semble s'être atténuée par rapport aux observations faites après une et deux semaines de culture.

Après huit semaines de culture, les différences se marquent par une vigueur plus considérable du bouquet foliaire et un diamètre du pivot qui est de 35 % plus considérable que les témoins.

La comparaison des deux expériences précédentes nous permet de constater un fait intéressant :

Une même substance, la vitamine B_1 à la même concentration (0,066 mg. par litre) appliquée pendant le même temps, n'agit pas de la même manière selon l'âge physiologique des plantules traitées.

Le résultat négatif obtenu sur des plantules au stade cotylédonnaire n'a rien qui puisse nous étonner : on sait que les facteurs de croissance (ou leurs précurseurs) sont emmagasinés dans les cotylédons; il est donc à supposer qu'à ce stade, la plantule en possède en suffisance.

Lorsque les deux premières feuilles apparaissent, les cotylédons sont à peu près vidés de leurs microréserves; à ce stade, un apport de facteur de croissance se marque immédiatement.

ACTION DE LA VITAMINE B_1, DE LA VITAMINE B_6, DE L'HETEROAUXINE

1) Stade des deux premières feuilles.

Nous avons effectué des semis de betteraves afin d'avoir au début de mai 120 plantules ayant exactement 2 feuilles et repiquées sur des bacs contenant la solution minérale aérée.

Elles ont été choisies parmi 5.000 plantules de semis.

Nous établissons 4 lots de 30 plantules chacun :

Un bac témoin;

Un bac traité à la vitamine B_1 ajoutée à la solution, à la concentration de 0,2 mg. par litre;

Un bac traité à la vitamine B_6 à la concentration de 0,5 mg. par litre.

Un bac traité à l'hétérauxine à la concentration de 0,2 mg. par litre.

Les solutions sont renouvelées tous les 15 jours; le traitement a duré 6 semaines; nous terminons l'expérience lorsque les plantules ont, après ce temps, 10-12 feuilles.

Le relevé de l'état des plantules est donné dans le tableau III; les résultats concernant la vitamine B_6 ne sont pas donnés par suite d'un accident survenu en fin d'expérience.

Le tableau III exprime par des moyennes sur 30 individus les caractéristiques de taille des feuilles, du diamètre de la racine, de son poids frais, de son contenu en sucres solubles. (Voir photos 3 à 6.)

TABLEAU III.

ACTION DE LA VITAMINE B_1, DE L'HETEROAUXINE AU STADE DE DEUX FEUILLES

Etat des plantules témoins après six semaines

Moyenne sur 30 :

diamètre du pivot	6 mm.
nombre de feuilles mortes	2
nombre de feuilles vivantes	9
feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$	120 (65,40)
poids frais total	8,5 gr.
poids frais de la racine (moyenne sur 5)	2 gr.
pourcentage de sucre dans les racines	4,8 %

Etat des plantules traitées à la Vit. B_1, après six semaines

Moyenne sur 28 :

diamètre du pivot	8 mm.
nombre de feuilles mortes	2
nombre de feuilles vivantes	9
feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$	150 (80,50)
poids frais total	14 gr.
poids frais de la racine (moyenne sur 9)	3,6 gr.
pourcentage de sucre dans les racines	5,9 %

Etat des plantules traitées à l'hétéroauxine, après six semaines

Moyenne sur 30 :

diamètre du pivot	7 mm.
nombre de feuilles mortes	2
nombre de feuilles vivantes	9
feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$	150 (75,50)
poids frais total	12,5 gr.
poids frais de la racine (moyenne sur 5)	3 gr.
pourcentage de sucre dans les racines	6,1 %

PHOTOS Nos 3, 4, 5.

Plantes prises au stade de deux feuilles et traitées pendant 6 semaines.
Photos faites 6 semaines après le début de l'expérience.

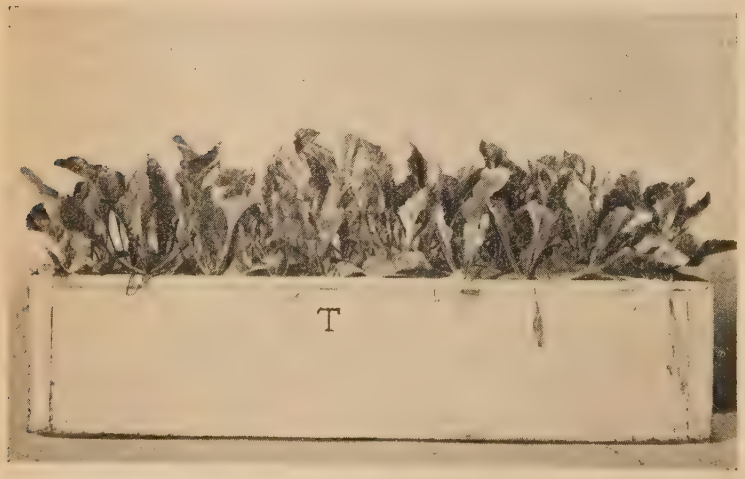


Photo no 3.

Témoin

Photo n° 4.

Vitamine B_1, 0,2 mg. par litre

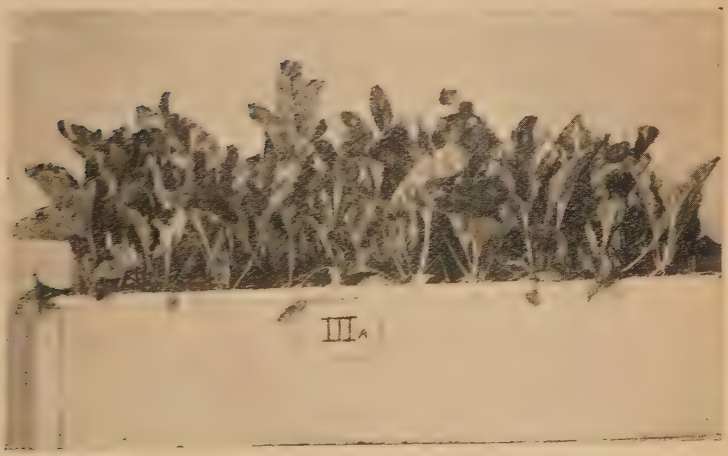


Photo n° 5.

Hétéroauxine, 0,2 mg. par litre

Comme malgré toutes nos précautions, la variation des betteraves reste assez importante, nous avons cru intéressant d'exprimer certaines mesures comme le diamètre de la racine par un polygone de fréquence (diagramme n° 1).

Celui-ci montre clairement un déplacement de la courbe chez les plantules traitées dans le sens d'un plus grand diamètre de la racine.

Photo nº 6.

Echantillons moyens de plantes des bacs représentés aux Photos nos 3, 4 et 5, après 6 semaines d'expérience.

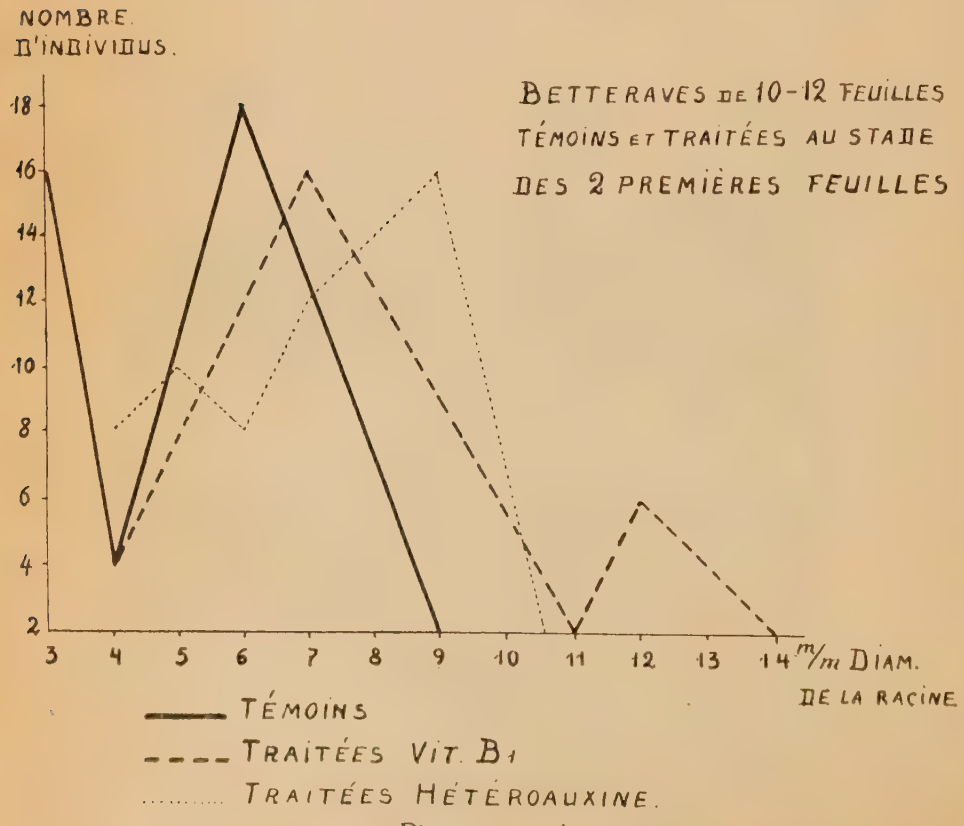


Diagramme nº 1.

Le traitement des plantules par des solutions activantes au stade des deux premières feuilles se traduit au bout de six semaines par une augmentation considérable de la taille des individus.

Par rapport aux témoins, les plantes traitées à l'hétéroauxine présentent un poids frais total augmenté de 47 %, un poids de racine fraîche de 50 %. La teneur en sucre passe de 4,8 % dans les témoins à 6,1 % dans les traitées.

La Vitamine B_1 ne se montre pas moins active. Le poids frais total est augmenté de 64 %, le poids de la racine de 80 % par rapport aux témoins. Quant au pourcentage de sucre, il est de 5,9 %.

Les betteraves de 10-12 feuilles — développement foliaire obtenu dans les différents lots, 6 semaines après le début de l'expérience — présentent une quantité de sucre accrue de 90 % par l'action de l'hétéroauxine et de 121 % par l'action de la Vitamine B_1. Nous avons, par un dessin schématique figuré ces différences (voir diagramme n° 3).

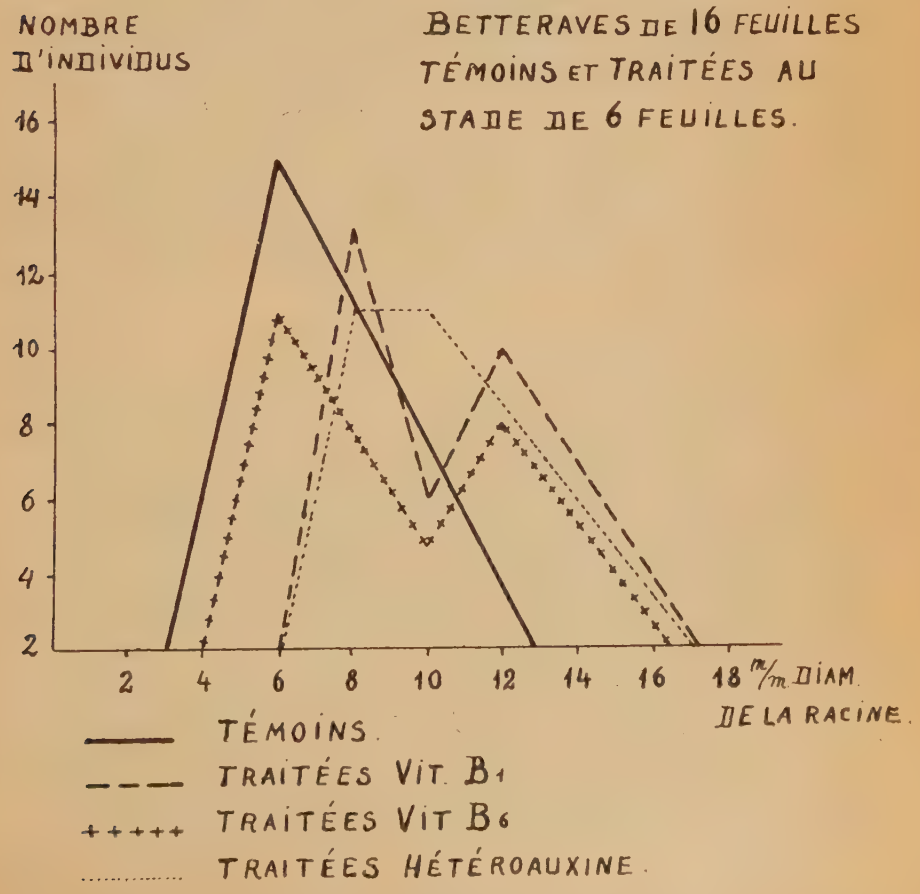


Diagramme n° 2.

2) **Stade de six feuilles.**

Dès que les plantules ont atteint 6 feuilles, nous les répartissons en 5 lots tout à fait comparables au départ :

1 bac témoin ;

1 bac où l'on ajoute à la solution nutritive de la Vitamine B_1 (0,2 mg./litre) ;

1 bac où l'on ajoute à la solution nutritive de la Vitamine B_6 (0,5 mg./litre) ;

1 bac où l'on ajoute de l'hétéroauxine à la solution nutritive (0,2 mg./litre) ;

1 bac où l'on ajoute à la solution nutritive de l'hétéroauxine (0,1 mg./litre).

TABLEAU IV.

STADE DE SIX FEUILLES

Etat des plantules témoins après six semaines

Moyenne sur 28 :

diamètre du pivot	7 mm.
nombre de feuilles mortes	3
nombre de feuilles vivantes	12-13
feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$	120 (65,40)
poids frais total	12 gr.
poids frais de la racine (moyenne sur 10)	2,3 gr.
pourcentage de sucre de la racine	6,5 %

Etat des plantules traitées à la Vit. B_1, après six semaines

Moyenne sur 29 :

diamètre du pivot	10 mm.
nombre de feuilles mortes	4
nombre de feuilles vivantes	11
feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$	170 (80,50)
poids frais total	21 gr.
poids frais de la racine (moyenne sur 10)	4,2 gr.
pourcentage de sucre de la racine	11,6 %

Etat des plantules traitées à la Vit. B_6, après six semaines

Moyenne sur 26 :

diamètre du pivot	8 mm.
nombre de feuilles mortes	4
nombre de feuilles vivantes	11
feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$	145 (80,45)
poids frais total	18 gr.
poids frais de la racine (moyenne sur 7)	3,5 gr.
pourcentage de sucre de la racine	4,7 %

Etat des plantules traitées à l'hétéroauxine, après six semaines (0,1 mgr./lit.)

Moyenne sur 26 :

diamètre du pivot	10 mm.
nombre de feuilles mortes	4
nombre de feuilles vivantes	12
feuille moyenne $x = H\ (L \times l)$	175 (80,50)
poids frais total	21,5 gr.
poids frais de la racine (moyenne sur 10)	3,8 gr.
pourcentage de sucre de la racine	10,16 %

En outre, les bacs traités subissent, tous les 15 jours, un arrosage avec les substances activantes. Le traitement dure 6 semaines et les solutions sont renouvelées tous les 15 jours. Bref, les conditions de l'expérience sont identiques à celles rapportées sur le stade de deux feuilles.

PHOTOS Nos 7, 8, 9, 10, 11, 12.

Plantes prises au stade de six feuilles et traitées pendant 6 semaines.
Photos faites 6 semaines après le début de l'expérience.

Photo no 7.
Témoin

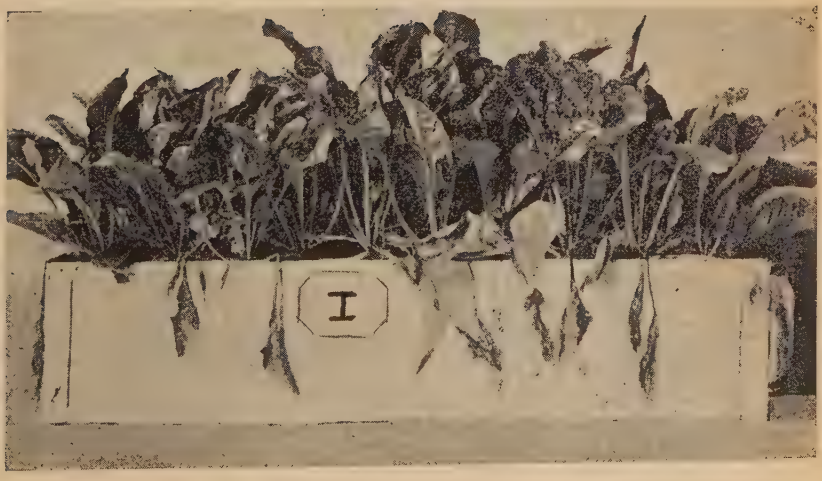


Photo no 8.
Vitamine B_1, 0,2 mg. par litre

Le Tableau IV, qui représente l'ensemble de nos observations sur les différents traitements après 6 semaines d'expérience, indique qu'au stade de six feuilles l'apport de substances de croissance est efficace. La vitamine B_1, à la concentration de 0,2 mg./litre, augmente le poids frais total de 75 %, le poids de la racine fraîche de 82 %, le pourcentage de sucre de 82 %.

Photo n° 9.
Vitamine B_6, 0,5 mg. par litre

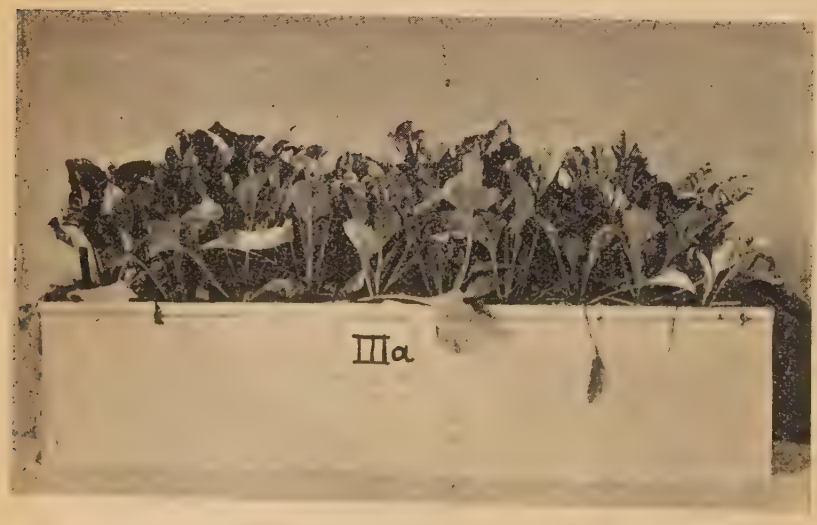


Photo n° 10.
Hétéroauxine, 0,2 mg. par litre

L'hétéroauxine, à la concentration de 0,2 mg./litre, s'avère toxique dans son ensemble. A la concentration de 0,1 mg./litre, elle augmente le poids frais total de 75 %, le poids de la racine fraîche de 65 % et la teneur en sucre de 56 %.

Photo nº 11.

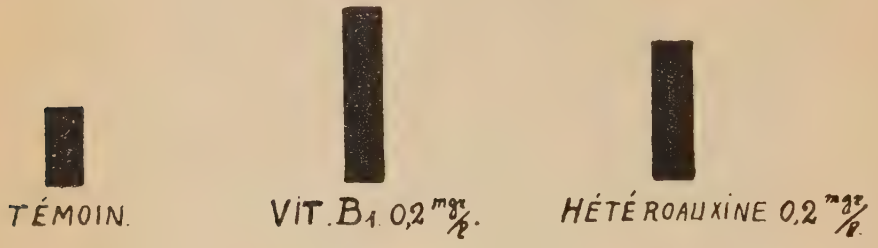
Hétéroauxine, 0,1 mg. par litre

Photo nº 12.

Echantillons moyens de plantes des bacs représentés aux Photos nos 7, 8, 9, 10 et 11, après 6 semaines d'expérience.

QUANTITÉ DE SUERE DES RACINES.

BETTERAVES DE 10-12 FEUILLES. TÉMOINS ET TRAITÉES AU STADE DE 2 FEUILLES.



BETTERAVES DE 15-16 FEUILLES. TEMOINS ET TRAITÉES AU STADE DE 6 FEUILLES.

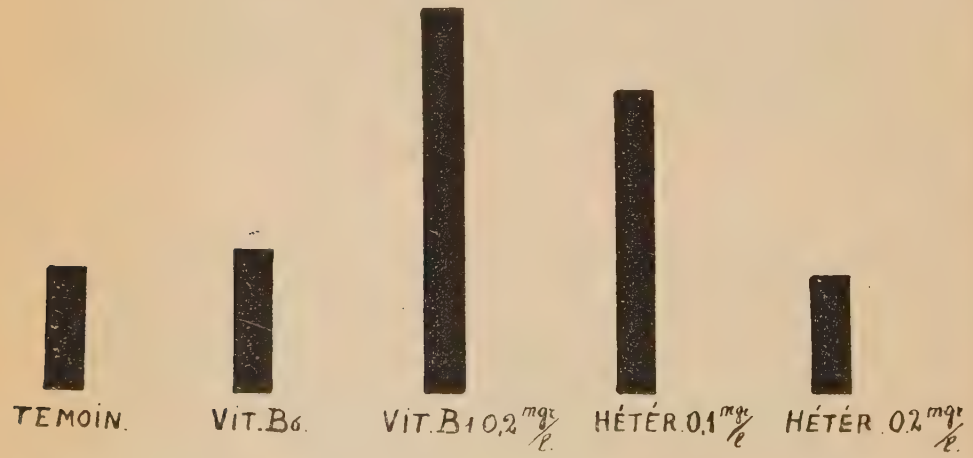


Diagramme nº 3.

La vitamine B_6, à la concentration de 0,5 mg./litre, n'a pas une action bien nette. Le pourcentage de sucre des traitées est inférieur à celui des témoins.

Les photos 7 à 12 montrent l'aspect des différents bacs après 6 semaines de culture.

Le diagramme nº 2 représente le polygone de fréquence du diamètre des racines de cette expérience. Comme dans la précédente expérience, il y a un déplacement très net de la courbe vers un plus grand diamètre chez les plantules traitées notamment avec la vitamine B_1 et l'hétéroauxine à la concentration de 0,1 mg. par litre.

Le diagramme n° 3 figure les différences dans les quantités de sucre obtenues pour les racines des divers lots. (Partie inférieure.)

Afin de déterminer si l'accroissement considérable de la grosseur des racines des plantules traitées aux différents stades ne s'était pas effectué d'une manière tératologique, nous avons fait des coupes anatomiques.

Toutes les plantules ont une structure de racine normale.

CONCLUSIONS

Dans cette note préliminaire, nous rapportons les premières expériences réalisées sur des plantules de Betteraves sucrières (var. Hilleshög, cultivées de manière standardisée en solution nutritive), soumises à l'action de la Vitamine B_1, de la Vitamine B_6, de l'Hétéroauxine, à diverses concentrations et administrées par solution et arrosage.

Les plantules ont réagi différemment selon l'âge physiologique qu'elles avaient au moment où elles ont été traitées.

Au stade cotylédonnaire la vitamine B_1 semble être inactive, tout au moins pendant les 6 semaines qu'ont duré nos observations jusqu'à présent.

Au stade des deux premières feuilles et au stade de six feuilles, la vitamine B_1 de même que l'hétéroauxine accroissent considérablement la taille des plantes (pivot et bouquet foliaire), ainsi que le pourcentage de sucre.

La vitamine B_6 a une action que nous ne pouvons encore très bien définir; la concentration employée, ainsi que la durée du traitement, ne sont peut-être pas adéquats. Cependant, il semble bien que cette substance a eu, entre autre, comme effet, d'élargir dans une certaine mesure les tissus des anneaux tertiaires.

Cette réserve faite, les autres substances n'ont pas d'action directe sur un tissu particulier des jeunes Betteraves. Ces substances ont été actives, aux concentrations employées, sur la taille, la vigueur et la teneur en sucre; elles n'ont pas provoqué de plantes monstrueuses, mais, au contraire, des individus anatomiquement bien constitués.

Les Betteraves n'ayant pas encore atteint leur développement maximum au moment des analyses et observations présentées ici, nous ne pouvons encore affirmer si les plantes traitées continueront à se différencier des contrôles, comme nous l'avons remarqué pour le début de leur développement.

16 juillet 1939.

Laboratoire de Physiologie,
Institut de Botanique,
Université de Liége.

AUTEURS CONSULTÉS

(1) **Bouillenne, R.** — Inst. Int. Coop. Intell., Paris, 1-2 octobre 1937.

(2) **Davis, W., Atkins, C.-A.** and **Hudson, P.-C.-B.** — « Annals of Botany », I, (2), pp. 329-351, 1937.

(3) **Grace, N.-H.** — « Canadian Journal Res. Sc. Bot. », 16, (8), pp. 313-329, 1938.

(4) **Thimann, K.-V.** and **Lane.** — « Amer. J. of Bot.), 25, (7), 1938.

(5) **White, P.-R.** — « Plant Physiology », 12, p. 803, 1937.

(6) **Bonner** and **Addicot.** — « Bot. Gaz. », 99, pp. 144-170, 1937.

(7) **Bouillenne, R.** et **Bouillenne, M.** — « Soc. Roy. Sc. », Liége, 71, (1), 1938.

(8) **Bonner, J.** — « Plant Physiology », 13, p. 863, 1938.

(9) **Bouillenne, R.** et **Demaret, F.** — « Annales Phys. et Physico-Chim. Biol. », Paris, 1935.

BIOLOGIE VÉGÉTALE

Note préliminaire sur les étapes du cycle végétatif de la betterave sucrière

par R. Bouillenne, professeur à l'Université de Liége,
P. Kronacher, docteur ès Sciences et J. de Roubaix, docteur ès Sciences (*)

La betterave sucrière est le sujet, depuis de nombreuses années, de recherches importantes tout particulièrement dans les domaines agricole et industriel.

D'une manière générale, les auteurs se sont attachés surtout aux divers aspects du rendement et se sont spécialement préoccupés des derniers mois de la végétation de la betterave. Les efforts dépensés ont permis d'obtenir des résultats pratiques intéressants.

Cependant, à notre avis, on est en droit d'attendre de nouveaux progrès d'une étude approfondie portant sur toute la durée de la vie de cet organisme, car le mécanisme des synthèses réalisées par la betterave et utiles à l'homme est directement lié aux phénomènes biologiques qui s'y déroulent depuis la germination.

Aux différentes étapes de leur vie, les plantes présentent des modifications de structure et de taille mais aussi des modifications du contenu en substances organiques (protéines, enzymes, sels, sucres et réserves diverses) et de ce fait, elles ne réagissent pas de façon uniforme aux conditions extérieures; bien plus, elles en exigent de nouvelles, bien définies de moment en moment.

Le concept s'est imposé à l'heure actuelle de l'existence de périodes successives caractéristiques.

(*) Présenté par M. E. Marchal.

On conçoit dès lors, qu'il soit extrêmement important de connaître dans la vie d'un végétal, l'évolution, non seulement de ses formes mais aussi de son chimisme. Cette connaissance a un autre avantage encore qui est de nous permettre de rattacher les données d'analyses à des critères précis, connus et comparables d'une année à l'autre, c'est-à-dire à des âges physiologiques déterminés.

*
* *

L'étude que nous consacrons à la betterave sucrière a été entreprise dans l'espoir de discerner, dans la vie de cette plante, un certain nombre d'étapes particulières, de les définir, d'en indiquer le diagnostic et la valeur aux points de vue physiologique.

Pour repérer ces diverses étapes de l'évolution ontogénique d'une plante, le moyen à peu près généralisé à l'heure actuelle est la culture en milieu connu, maintenu constant pendant un certain temps.

Cependant, avant toute chose, il nous a paru indispensable d'étudier d'abord la betterave cultivée en plein champ (1).

Les observations morphologiques et les analyses chimiques que nous avons menées parallèlement nous ont permis d'esquisser le cycle biologique de la betterave sucrière depuis sa germination jusqu'à sa récolte, c'est-à-dire jusqu'avant la floraison, qui se produit normalement au cours de la deuxième année de végétation (« montée en graines » selon le terme technique).

Dans ce but, nous avons étudié deux variétés de betteraves cultivées habituellement dans le milieu hesbayen (Gossoncourt) : variété à grand bouquet foliaire : *Klein Wanzleben* N. et variété à petit bouquet foliaire, *Hilleshög*.

(1) Les essais de culture en milieu artificiel standardisé sont en voie de réalisation dans un laboratoire « conditionné » équipé par la Raffinerie Tirlemontoise.

*
* *

Etant données les difficultés que présentent, en pratique, de telles observations, une précaution importante que nous avons dû prendre doit être expliquée.

La variabilité de la betterave de culture est bien connue et elle s'observe dans les moindres parcelles où les conditions extérieures sont sensiblement pareilles; de plus, les maladies, les parasites et les accidents provoquent des lésions nombreuses qui modifient l'aspect et le métabolisme des plantes.

La plupart des auteurs s'adressent à un nombre considérable d'individus non triés et établissent des moyennes sur 20, 50 ou 100 betteraves, en prenant évidemment les précautions d'usage.

Si, au point de vue rendement agricole ou industriel, de telles moyennes s'imposent, il nous est difficile de les accepter au point de vue physiologique. Il est certain qu'en prélevant à un moment donné 100 betteraves dans un champ, nous mélangeons, malgré le soin dont on entoure le prélèvement, des individus se trouvant à des stades différents. Que représente alors la moyenne obtenue? Et à quel stade pouvons-nous la rattacher dans le cycle végétatif de la plante?

Nous considérons comme indispensable d'étudier dans chaque cas, un nombre restreint d'individus, choisis un à un, aussi semblables que possible à chaque moment et représentant l'état moyen d'un nombre considérable d'individus examinés chacun avec longue attention. A l'occasion de chacune de nos analyses, 200 à 300 betteraves ont été soigneusement observées.

*
* *

Le présent travail a été réalisé à l'Université de Liége dans les locaux et avec le matériel des laboratoires de l'Institut

et du Jardin de Botanique, grâce à une subvention de l'Institut belge pour l'Amélioration de la Betterave. Nous exprimons toute notre reconnaissance à ces deux organismes.

Nous tenons tout particulièrement à témoigner notre gratitude à Mme Bouillenne, qui n'a cessé de nous prodiguer ses conseils en phytochimie et de nous assister dans les moments difficile de cette étude. Le Dr Welsch, en maintes occasions, nous a donné de précieux avis. Le Dr O. Lazar et A. William, licencié en Sciences, ont collaboré avec beaucoup de dévouement à l'exécution des analyses, à la surveillance des cultures et aux observations anatomiques. Nous sommes heureux de leur adresser nos sincères remerciements ainsi qu'au personnel de l'Institut et du Jardin de Botanique dont nous avons apprécié les intelligents services.

M. Baerts, Directeur des laboratoires de la Raffinerie Tirlemontoise, n'a cessé de témoigner beaucoup d'intérêt à nos recherches. Il a eu l'obligeance, en collaboration avec M. Vandeweyer, de nous aider dans l'exécution de certaines de nos analyses; nous sommes heureux de leur témoigner notre gratitude. Enfin, l'Institut belge pour l'Amélioration de la Betterave a droit à tous nos remerciements en la personne de M. Decoux, Directeur, et de ses assistants, pour l'aide qu'ils nous ont donnée en diverses occasions.

Matériel et technique

Notre étude sur les betteraves sucrières appartenant aux deux variétés *Klein Wanzleben* N. et *Hilleshög* a commencé le 1er juin 1938. Deux parcelles de 300 betteraves chacune et appartenant à ces deux variétés ont été délimitées dans un vaste champ d'essais à Gossoncourt. Les betteraves avaient à ce moment six feuilles.

Nous avons procédé aux observations et aux prélèvements d'échantillons les mardis 21 juin, 5 juillet, 19 juillet, 2 août, 16 août, 30 août, 13 septembre, 27 septembre et 12 octobre.

Ces prélèvements ont eu lieu chaque fois à 7 heures du matin. L'arrachage du champ a été fait le 24 octobre.

A chacune de ces dates, toutes les betteraves du carré d'essais étaient examinées minutieusement et nous prélevions ensuite pour nos analyses quelques échantillons (dix à trois selon les dates); ceux-ci représentaient l'état moyen du lot.

La préparation du matériel en vue des analyses est conduite comme suit : les feuilles sont une à une détachées du collet à la base des pétioles. On choisit ensuite parmi les feuilles adultes bien saines deux, trois ou quatre échantillons selon la grandeur de la plante et on sépare chacune des deux moitiés du limbe de la nervure principale qui reste fixée au pétiole. Les limbes sont réunis, les pétioles et la nervure principale forment l'autre lot. On y prélève immédiatement les quantités nécessaires aux analyses.

Chez les jeunes plantes, la racine privée de radicelles, est prise entièrement, tandis que chez les individus plus gros, on prélève une bande de tissu sur toute la hauteur. L'échantillon est passé à la rape immédiatement avant analyse.

L'azote total est déterminé au Microkjeldahl sur les matières sèches, selon la méthode décrite par Pregl (1). *L'azote protéinique* est dosé de la même manière et avec la même précision, après coagulation des protéines à l'eau distillée bouillante, renfermant 0,1 % d'acide tannique pur et lavage abondant du précipité sur microfiltre en laine de verre, par cette même solution bouillante. Avant le Kjeldahl, les matières protéiniques sont séchées à l'étuve jusqu'à poids constant.

Les sucres totaux solubles sont déterminés, dans les grosses racines, au polarimètre [défécation à froid par l'acétate neutre de plomb (26 gr. de pulpe portés à 200 cc.); digestion à chaud en présence de $Ca(OH)_2$].

Nous avons utilisé, pour les petites racines et pour les feuilles, la méthode mise au point et décrite par M. et R. Bouillenne-Walrand (2).

Les cendres sont déterminées par calcination au four à moufle jusqu'à poids constant à température aussi basse que possible (400-500°). Elles sont exprimées en % de matières sèches.

Il est regrettable que nous n'ayons pu entamer nos recherches dès le moment des semailles, le cycle de la végétation eût été examiné complètement dans la même année.

Cependant, afin de nous faire une idée de l'ensemble de ce cycle, nous avons reporté en 1939, l'étude de la première période, allant de la germination au stade des six feuilles. Nous avons semé, en mars 1939, des glomérules des mêmes variétés dans de la terre amenée de Hesbaye au Jardin de Botanique de Liége; mais aussi nous avons étudié les jeunes

plants de ces variétés, en place, dans le champ d'essais de Gossoncourt. La germination a été ralentie par les conditions climatiques défavorables de ce printemps. Cependant, les cultures se sont développées normalement et les résultats qu'elles ont fournis se raccordent parfaitement à ceux de l'année précédente (Diagramme récapitulatif, fig 3).

Nous nous défendons pourtant de vouloir tirer de cette concordance des conclusions trop catégoriques. Tout en acceptant à titre provisoire ce résultat favorable, nous nous réservons de le vérifier prochainement.

Nous avons de plus mis en rapport avec les observations générales sur la croissance et le contenu chimique, les étapes de l'évolution anatomique de la betterave. Cette étude a été faite parallèlement sur plantes du champ d'essais à Gossoncourt et sur celles des cultures expérimentales à l'Institut de Botanique.

Enfin, nos constatations antérieures nous ont amenés à faire au mois de septembre 1938 une étude complète morphologique et chimique de toutes les feuilles de la betterave sucrière au moment de sa maturité, dans les deux variétés précitées.

Résultats expérimentaux

A. Étude des feuilles et des racines au cours de la période végétative

Les betteraves ont été examinées au triple point de vue : morphologique, chimique et anatomique.

1. *L'ensemble des observations morphologiques et des mensurations* faites sur feuilles et racines a porté sur les points suivants :

1° Nombre de feuilles; 2° hauteur du bouquet foliaire

(pris en mesurant la feuille la plus élevée) ; 3° poids frais du bouquet foliaire; 4° diamètre de la racine; 5° poids de la racine.

On trouvera au tableau I les valeurs successives exprimant l'évolution des deux organes, feuilles et racines, au cours de leur croissance et au diagramme récapitulatif (fig. 3) les courbes correspondantes.

Essentiellement, on constate que le nombre des feuilles augmente régulièrement et atteint, à la fin du mois d'août, un plateau de 40 à 50 feuilles. Ce plateau résulte du fait que les feuilles nouvelles apparaissent au centre de la tige dans le même temps que les feuilles extérieures, les plus anciennes, fanent et s'éliminent.

Il y a augmentation de la hauteur du bouquet foliaire jusqu'au milieu d'août. A partir de cette époque, la hauteur du bouquet foliaire reste stationnaire jusque fin septembre. Puis les feuilles qui deviennent adultes fin septembre font un bouquet foliaire plus petit. Le poids frais du bouquet foliaire présente une évolution analogue à celle de la hauteur des feuilles avec une nette diminution à l'endroit des dernières feuilles devenant adultes en fin de végétation.

Le diamètre et le poids frais des racines évoluent à peu près parallèlement. Les racines commencent à s'épaissir à partir de fin juin-début juillet. Cet épaississement se manifeste surtout au niveau de leur union avec l'hypocotyle (celui-ci d'ailleurs s'élargit parallèlement). Elles ne subissent une augmentation de poids appréciable que notablement plus tard et alors très remarquable et rapide. Dans ces deux cas, les courbes laissent apparaître un palier qui s'est établi dès la fin août au cours de l'année 1938.

2. *Les analyses chimiques* des feuilles et des racines ont porté sur les matières suivantes :

1° Matières sèches; 2° cendres (exprimées en % du poids sec) ; 3° azote total (% du poids sec) ; 4° azote pro-

Tableau I

Observations morphologiques et mensurations concernant les feuilles et les racines des variétés Klein Wanzleben N. et Hilleshög

I. Betterave à grand bouquet foliaire (1)

Gossoncourt, juillet-octobre 1938

	1938 21 juin	5 juil.	19 juil.	2 août	17 août	30 août	13 sep.	27 sep.	12 oct.	24 oct. I.B.A.B. (2)
Feuilles										
Nombre de f. présentes		20	20	24	30	37	40	40	44	
Hauteur en mm.		380	500	700	650	600	440	550	520	
Poids frais en gr.		266	632	689	730	—	670	670	450	410
Racines										
Diamètre en mm.		50	65	70	90	110	100	85	105	
Poids en gr.		75,7	145,5	249	448	790	670	515	870	493

II. Betterave à petit bouquet foliaire (1)

Gossoncourt, juin-octobre 1938

Feuilles										
Nombre de f. présentes	13	26	20	24	30	37	42	35	37	
Hauteur en mm.	260	360	450	450	500	500	500	500	400	
Poids frais en gr.	51,06	53,75	354	465	412	—	760	580	470	391
Racines										
Diamètre en mm.	16	20	70	70	90	100	120	110	100	
Poids en gr.	5,16	11,05	158,8	195	450	710	1000	930	820	482

III. Résultats de l'observation des plantules des deux variétés aux premiers stades de développement

Gossoncourt et Liège, mars-mai 1939

(Les résultats ne sont pas exprimés chronologiquement, mais sont rapportés à trois étapes successives caractéristiques)

Stades	Les 2 cotylédons		2 feuilles visibles		6 feuilles	
Variétés	Petit bouq.	Gr. bouquet	Petit bouq.	Gr. bouquet	Petit bouq.	Gr. bouquet
	Cotylédons	*Cotylédons*				
Feuilles						
Hauteur en mm.	12	12	30	30	—	—
Poids en gr.	0,025	0,041	0,27	0,28	1,45	1,70
Racines						
Diamètre en mm.	1	1	1,5	1,5	4	3,5
Poids frais en gr.	0,022	0,026	0,029	0,03	0,159	0,141
Longueur totale racine et radicelles en mm.	50	50	120	120	200	150

(1) Dans chaque cas, un individu est analysé, dont la forme, la taille et l'âge représentent la moyenne de 200 betteraves soigneusement examinées.

(2) Moyennes obtenues par l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave, au moment de la récolte du champ tout entier, à Gossoncourt.

téinique (% du poids frais); 5° sucres solubles réducteurs et totaux (% du poids frais et du poids sec).

Les feuilles bien que prises toujours à 7 heures du matin, parmi celles ayant atteint leur taille définitive, ont donné à l'analyse des résultats extrêmement fluctuants d'une période à l'autre, dans les deux variétés (1). A la suite de la difficulté d'interprétation, nous avons repris l'étude des feuilles par une autre voie qui sera exposée ci-après.

Concernant les racines, le tableau II montre que la matière sèche s'accroît lentement et régulièrement jusqu'au mois d'août; à partir de ce moment, elle se stabilise (Diagramme fig 3). Les teneurs en cendres, au contraire, qui sont plus ou moins considérables selon la variété au début de la végétation, diminuent et dans le milieu de juillet se fixent à un palier relativement bas. Les teneurs en azote total (Diagramme fig. 3) et en azote protéinique, tout en évoluant parallèlement l'une à l'autre, suivent une courbe analogue à celle des cendres: perte d'azote dès le début et arrêt de celle-ci dès le commencement de juillet. Ces courbes sont remarquablement homogènes. Les teneurs en sucres solubles totaux augmentent régulièrement et subissent dès la fin août un ralentissement qui, dans les courbes, prend l'allure d'un palier. Les courbes établies par rapport au poids sec sont particulièrement significatives; elles présentent une grande régularité; elles ne fluctuent pas à l'endroit des perturbations atmosphériques importantes qui furent repérées (sécheresse du 2 août — longues précipitations de pluie du 17 août; à cette dernière date, les valeurs calculées par rapport au poids frais et aberrantes sont encadrées, voir Diagramme fig. 3). La teneur en sucres réducteurs est extrêmement faible et ne dépasse pas 0,2 % du poids frais. Elle ne se modifie guère au cours de la croissance.

(1) Les chiffres de toutes ces analyses des feuilles ne sont pas donnés ici, faute de place. Ils figureront dans le travail d'ensemble qui sera publié ultérieurement.

3. *Les observations anatomiques* ont été réalisées sur les racines afin de voir s'il existait une relation étroite entre l'anatomie du pivot (racine + hypocotyle) et la morphologie externe, c'est-à-dire entre l'apparition des structures vasculaires successives de la racine (primaire, secondaire, tertiaire) et la croissance de la plante entière.

Nous en avons dégagé les relations suivantes : Au début de la germination, nous trouvons naturellement toujours une structure vasculaire primaire avec protoxylème (deux pôles) et protophloème alternant, aussi bien dans la racine que dans la base de l'hypocotyle.

Au pointement des deux premières feuilles, coïncide l'apparition du cambium dans la racine et l'hypocotyle. Le cambium donne ensuite naissance aux éléments vasculaires secondaires, à la face interne du protophloème. Il s'étend latéralement. Des coupes transversales pratiquées progressivement à mesure que grandissent les plantules nous montrent que le cambium est seul responsable de l'élargissement du pivot jusqu'à ce que les plantules aient atteint un bouquet foliaire de six feuilles environ.

C'est alors que commencent à se montrer les formations tertiaires. Ces tissus proviennent de l'activité de cambiums nouveaux surnuméraires, issus soit du péricycle (partie supérieure de l'hypocotyle) soit du parenchyme du phloème (racine et partie inférieure de l'hypocotyle) comme l'ont démontré divers auteurs. Ces cambiums se disposent progressivement en anneaux; ils donneront naissance à des tissus de bois et de liber dont les éléments se différencient à certains endroits en tissus vasculaires et à d'autres endroits en tissus parenchymateux ligneux ou libérien dans lesquels se fait l'accumulation des réserves sucrées. Ces derniers tissus parenchymateux seront largement représentés, dans les anneaux, beaucoup plus que les tissus vasculaires eux-mêmes.

Quand la betterave atteint environ 16 feuilles, elle possède déjà tous ses anneaux de croissance diamétrale, du

Tableau II

Analyses chimiques des racines des variétés Klein Wanzleben **N. et** Hilleshög. **Gossoncourt, 1938**

Variété à grand bouquet foliaire (1)

		21 juin	5 juil.	19 juil.	2 août	17 août	30 août	13 sep.	27 sep.	12 oct.	I.B.A.B. 24 oct. (2)
% Mat. fraîches	Humidité		84,8	83,5	76,2	81,8	80,3	80,5	75,3	75,2	
	Matières sèches		15,2	16,5	23,8	18,2	19,7	19,5	24,7	24,8	
	Sucres totaux		7,04	7,91	14,5	11,4	13,45	14,6	18,8	16,5	15,8
	Sucres réduc.		< 0,07	< 0,01	—	—	0,12	—	—	—	
% Matières sèches	Sucres totaux		46,31	47,94	60,62	62,63	68,27	74,87	76,16	72,05	
	Non sucre		53,69	52,06	39,38	37,37	31,73	25,13	23,84	27,95	
	Azote total		1,81	1,48	1,39	1,29	1,11	0,86	1,28	0,95	
	Azote protéinique		0,92	0,65	0,60	0,53	0,48	0,38	0,38	0,40	
	Cendres		14,55	6,70	4,33	5,38	3,96	3,83	3,47	2 52	
	Alcal. des cendres		53,6	40,2	51,3	35,9	27,7	28,2	21,4	11,2	

Variété à petit bouquet foliaire (1)

% Mat. fraîches	Humidité	85,2	81,8	82,4	76,7	83,4	79,3	78,5	77,6	78,2	
	Matières sèches	14,8	18,2	17,6	23,3	16,6	20,7	21,5	22,4	21,8	
	Sucres totaux	4,08	8,72	10,07	13,5	11	14,46	16	16,6	15,8	16,35
	Sucres réduc.	< 0,2	< 0,07	< 0,01	—	0,12	—	—	—	—	
% Matières sèches	Sucres totaux	28,2	47,91	56,57	57,93	66,26	69,85	74,41	74,11	72,14	
	Non sucre	71,8	52,03	43,43	42,07	33,74	30,15	25,59	25,89	27,86	
	Azote total	2,5	1,41	1,27	1,63	1,33	1,10	1,26	1,22	1,34	
	Azote protéinique	1,99	0,77	0,76	0,61	0,56	0,46	0,44	0,34	0,38	
	Cendres		6,57	5,09	5,11	5,1	3,36	3,68	3,31	4	
	Alcal. des cendres		50,8	33,4	30,6	22,6	22,8	22,2	22,8	27,2	

(1) Dans chaque cas, un individu est analysé, dont la forme, la taille et l'âge représentent la moyenne de 200 betteraves soigneusement examinées.
(2) Moyennes obtenues par l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave, au moment de la récolte du champ tout entier, à Gossoncourt.

moins ceux qui arrivent à se différencier et à s'épaissir. Mais ces derniers n'ont généralement pas encore pris une épaisseur considérable.

Cependant l'épaississement a été tel que la racine s'est décortiquée (rupture des tissus extérieurs) mais qu'aussi la base de l'hypocotyle, au niveau de l'insertion de la racine, présente de larges déchirures.

Au cours de la période qui va de six à seize feuilles, déchirures et décortication s'aperçoivent nettement à l'œil nu et sont le témoignage des actions additionnées du cambium formateur des tissus secondaires et des anneaux de cambiums surnuméraires.

Ces deux phénomènes correspondent à une étape normale de la croissance des racines, mais ils constituent pour la betterave une crise particulièrement dangereuse car ils se présentent avec une ampleur exceptionnelle due à la rapidité et à l'intensité de la tubérisation. C'est à ce moment que les atteintes du « Pied noir » sont graves et que la betterave est sensible aux parasites comme aux conditions extérieures défavorables.

Lorsque les betteraves ont plus de seize feuilles, l'épaississement du pivot devient extraordinairement rapide. La formation des tissus de réserve se déclanche. L'exagération de la tubérisation qui en résulte provoque dans l'organisme une réaction inattendue. Nous avons pu nettement mettre en évidence que le méristème de la tige se déchire; cette lésion produit le réveil et la croissance des bourgeons axillaires. Ceci aboutit à la multiplication des feuilles dans les bouquets foliaires; parfois aussi à la séparation du méristème principal blessé en deux ou trois nouveaux méristèmes. Il se constitue dans ce dernier cas plusieurs bouquets foliaires réduits et au moment de la « montée en graines » plusieurs hampes florales.

Dans notre étude des feuilles nous avons provisoirement et systématiquement éliminé les feuilles des bourgeons axillaires.

B. Étude morphologique et chimique de toutes les feuilles de betteraves adultes

Comme nous l'avons dit, il fut nécessaire d'examiner toutes les feuilles d'une même plante à un moment donné, afin de voir si, à côté des influences quotidiennes du milieu extérieur, il n'existait pas entre elles des différences résultant de ce qu'elles sont apparues successivement au cours de la période végétative, sur une plante en voie de croissance.

On sait déjà que dans une même espèce et sur une même tige, la forme et la taille des feuilles varient suivant le niveau où elles sont insérées, c'est-à-dire suivant l'âge du méristème qui leur a donné naissance. Cette variation organographique doit s'accompagner de modifications biochimiques (voir à ce sujet, entre autres, R. Bouillenne [3]).

Nous avons réalisé deux séries de recherches, l'une le 8 septembre 1938, sur dix betteraves, variété à petit bouquet foliaire, choisies comme précédemment dans nos carrés d'essais en Hesbaye, l'autre le 30 septembre, sur une seule betterave, variété à grand bouquet foliaire, minutieusement choisie dans notre culture du Jardin botanique de Liége.

Les plantes avaient à ce moment atteint, dans le bouquet foliaire, leur nombre stationnaire de feuilles : quarante feuilles environ dans les champs d'essais, cinquante dans notre culture.

Dans les deux séries, toutes les feuilles ont été détachées une à une, numérotés à partir du centre (il eut été plus normal de les numéroter dans leur ordre d'apparition sur la plante, mais il nous manquait une donnée, celle du nombre de feuilles extérieures déjà tombées).

L'examen attentif des dimensions de ces feuilles (hauteur totale, surface foliaire, hauteur et longueur des limbes, hauteur des pétioles, poids des feuilles) de la première série nous a permis de les grouper en dix lots assez homogènes. Les mêmes mesures sur les feuilles de la deuxième

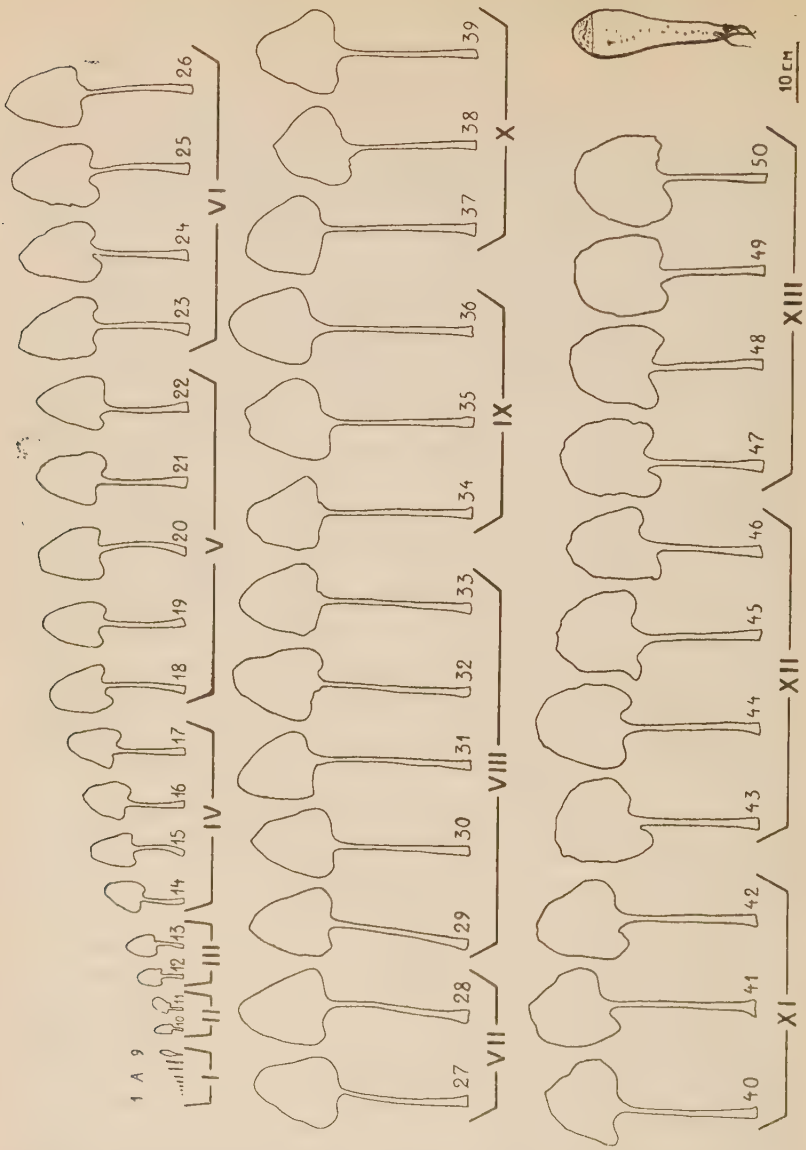


Fig. 1. — Toutes les feuilles d'une betterave *Klein Wanzeleben* N. extraite le 30 septembre (terrain d'essais Jardin de botanique de l'Université de Liége) sont alignées et numérotées à partir de celles du centre (à gauche en haut) jusqu'aux plus extérieures. Ces feuilles sont calquées d'après nature. Elles se répartissent en XIII lots de feuilles respectivement semblables (taille et forme); à droite en bas, la betterave à la même échelle.

série nous ont fourni des lots correspondant à peu près exactement à ceux de la série précédente, sauf qu'il y a trois lots supplémentaires : ceux des feuilles périphériques non encore tombées [1]. Les feuilles de cette betterave sont dessinées à l'échelle dans la figure 1.

Il n'est pas possible de communiquer dans cette note les nombreux chiffres de ces mensurations. Ils nous ont permis de classer les feuilles de la betterave adulte en trois catégories que nous avons schématisées sur la figure 2.

Catégorie A : Ce qui reste des quinze à vingt premières feuilles formées par la plante au début de sa vie et se trouvant à l'extérieur du bouquet foliaire; feuilles ayant atteint depuis longtemps leur taille définitive et leurs caractéristiques : surface foliaire et poids frais maximum (par rapport aux autres feuilles de la betterave), hauteur pétiolaire moindre que celle de la catégorie B.

Catégorie B : Comprenant les quinze à vingt feuilles formées par la betterave en pleine croissance estivale; lorsque ces feuilles sont devenues adultes, elles manifestent une hauteur maximum, une surface et un poids frais moins considérables que ceux de A; la forme du limbe est différente aussi de celui de A.

Pour nos analyses pendant l'année 1938, nous avons utilisé très généralement les feuilles de la catégorie B.

Catégorie C : Les vingt feuilles environ formées par la betterave en fin de végétation et qui se présentent à tous les stades de croissance depuis le stade embryonnaire; *adultes*, elles ont une taille réduite constituant un bouquet foliaire plus court que B.

Des analyses chimiques ont été réalisées sur les différents lots de feuilles appartenant aux deux variétés considérées. Elles ont comporté les déterminations suivantes : poids

[1] Les feuilles de la deuxième série proviennent d'une betterave, non atteintes de jaunisse et se trouvant dans un endroit plus abrité des vents et de la sécheresse que la plaine de la Hesbaye.

sec, sucres solubles totaux et réducteurs, azote total. Les limbes et les pétioles ont été traités séparément. Nous n'envisageons ici que les limbes, réservant à une publication ultérieure l'exposé et l'examen détaillés des résultats.

Constatons dès à présent que les catégories A, B, C établies sur les données morphologiques correspondent clairement à des caractéristiques de l'état chimique des feuilles quelle que soit la variété considérée.

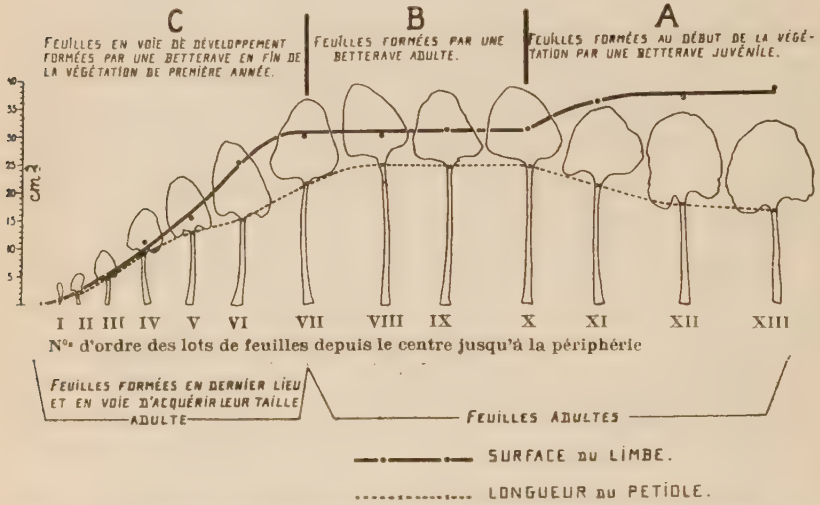


Fig. 2. — Diagramme récapitulatif des caractéristiques des feuilles de la betterave *Klein Wanzleben* N. Les feuilles représentées ici constituent en taille et en forme la moyenne des feuilles de chaque lot. La longueur des pétioles des différents lots est en pointillé, les surfaces foliaires en traits pleins. Les trois catégories de feuilles apparaissent clairement avec leurs caractéristiques correspondant aux trois bouquets foliaires différents que produit successivement une betterave sucrière.

A partir des feuilles du centre, *le poids sec* des limbes diminue régulièrement jusqu'au lot V que nous considérons comme lot des feuilles de la catégorie C à l'état adulte. Ensuite le poids sec augmente régulièrement et légèrement jusqu'au lot IX englobant les lots de feuilles de la catégorie B. Au lot X, commence une nouvelle perte de poids sec caractérisant les lots des feuilles de la catégorie A (analyse des feuilles de la variété *Klein Wanzleben* N., betterave saine). Des résultats analogues mais moins marqués ont été obtenus pour les feuilles *Hilleshög* atteintes de jaunisse.

Les teneurs en sucres totaux solubles d'une plante saine (*Klein Wanzleben* N., culture Jardin botanique, Liége) sont basses (0,04-0,18 % frais) dans toutes les catégories A, B, C des feuilles adultes prélevées à 7 heures du matin. Seules les très jeunes feuilles (cat. C, lots I à IV) et les vieilles feuilles en train de se faner (cat. A, lot XIII) en contiennent une certaine quantité (1,11-0,91 % frais). Mais dans les feuilles des plantes atteintes de jaunisse (*Hilleshög*, Gossoncourt) les teneurs en sucres totaux solubles sont plus fortes. Il semble que ce fait doive être attribué à la jaunisse qui, comme on sait, produit un arrêt des phénomènes de translocation des feuilles vers la tige.

L'azote total dans les limbes des jeunes feuilles de la cat. C (betterave saine *Klein Wanzleben* N., Liége) diminue fortement jusqu'au lot V, reste stationnaire dans les feuilles adultes de la catégorie B jusqu'au lot X, puis diminue assez fortement dans les feuilles de la catégorie A. L'évolution de l'azote total dans les feuilles des betteraves atteintes de jaunisse se produit suivant le même schéma.

Ainsi donc, aux différences de forme, de taille et d'âge, les feuilles des catégories A, B et C d'une même betterave ajoutent des différences dans leur contenu en matières sèches, en sucres et en azote. Ces différences dans le contenu chimique sont celles de betteraves examinées au mois de septembre.

Nous ne savons pas encore dans quelle mesure ces différences se maintiennent où évoluent au cours de la saison végétative ni quelle répercussion elles peuvent avoir sur le régime des activités photosynthétique et autres de chaque catégorie de feuilles, ni enfin, quel rapport elles ont avec le milieu saisonnier.

Conclusions

Cette étude sur le cycle biologique de la betterave sucrière devait avoir comme premier objectif de préciser l'existence réelle d'étapes caractéristiques dans la vie de cette plante. Il s'agissait ensuite de définir ces étapes et d'en donner le diagnostic.

Il était donc indispensable de poursuivre pendant toute la durée de la végétation depuis la germination jusqu'à la récolte, les trois séries d'observations simultanées : morphologiques, anatomiques et chimiques, que nous avons entreprises d'abord sur champ d'essais et que nous sommes en train de vérifier actuellement en milieu conditionné.

La variété à petit bouquet foliaire fut suivie pendant plus longtemps que l'autre; elle permet d'examiner le déroulement de la croissance de la plante entière. Les observations et résultats qui sont repris dans cette conclusion, sont valables pour la variété à grand bouquet foliaire.

La mise en parallèle de nos divers résultats montre clairement un certain nombre de phénomènes synchroniques. Il existe des courbes de l'évolution chimique des racines de betterave qui changent de direction à des moments précis marqués par des aspects, soit de la morphologie externe, soit de l'anatomie de la racine ou encore de la croissance de l'organisme : taille, poids, nombre de feuilles, catégories de feuilles.

La figure 3 révèle ces coïncidences intéressantes.

On peut délimiter logiquement cinq étapes dans la vie saisonnière de la betterave depuis la germination jusqu'à la récolte (dans le milieu hesbayen, cette période va de avril à octobre) :

1. *Différentiation primaire.* — Levée de la plantule, allongement de la racine principale, de l'hypocotyle; apparition, verdissement et étalement des deux cotylédons, structure primaire de la racine et de l'hypocotyle. Cette période dure jusqu'au moment où les deux premières feuilles deviennent visibles entre les cotylédons.

2. *Différentiation secondaire.* — Le méristème de la tige entre en activité mais celle-ci ne s'allonge guère; les premières feuilles se forment, de plus en plus grandes (catégorie A); différentiation du cambium dans la racine et l'hypocotyle et formation des xylème et phloème secondaires; diminution de l'eau, de l'azote total et de l'azote protéinique dans les racines; augmentation des matières sèches; pas d'accumulation de sucres totaux solubles; pas encore de décortication très visible extérieurement; cette période va de 2 à 5/6 feuilles.

3. *Décortication.* — Les feuilles se développent successi-

vement à partir du centre de la tige qui reste courte, elle constitue un bouquet foliaire en rosette, à limbes larges et pétioles courts (catégorie A). La racine s'épaissit brusquement, d'où déchirure dans la base de l'hypocotyle; décortication des tissus primaires de la racine et de l'hypocotyle et cicatrisation. Apparition d'anneaux de cambiums périphériques. (Cependant le diamètre de la racine ne prend pas encore les fortes dimensions qu'il aura plus tard.)

Dans les racines, la diminution de l'azote total, de l'azote protéinique et des cendres se poursuit. Les matières sèches continuent à augmenter; les sucres solubles augmentent rapidement; le poids de la racine ne s'accroît guère; cette période va de 5/6 feuilles à 12/16 feuilles.

4. *Tubérisation.* — Les feuilles nouvelles lorsqu'elles ont atteint leur taille adulte sont hautes sur longs pétioles devenant extrêmement épais à la base; le limbe des feuilles est un peu moins large (catégorie B) ; il en résulte que progressivement s'installe au centre de la rosette un bouquet foliaire différent du premier au début de cette période, réveil des bourgeons axillaires des feuilles externes par suite de lésion du méristème de la tige; vers la fin de cette période, le nombre total des feuilles devient constant, car les cotylédons et les premières feuilles de la catégorie A fanent. Dans la racine, les anneaux périphériques des cambiums tertiaires fonctionnent; les régions vasculaires des nouveaux tissus formés sont en connection avec les feuilles (catégorie B) ; les régions de parenchyme constituent les réserves. La racine augmente énormément en poids et en volume. Les teneurs en azote total, en azote protéinique et en cendres ne diminuent plus guère; les matières sèches augmentent moins fortement; la teneur en sucres solubles poursuit sa courbe ascendante. Cette période va de 12/16 feuilles à 40/50 feuilles.

5. *Maturation.* — Nombre à peu près constant de feuilles se maintenant jusqu'à la fin de la végétation (40 à 50) ; les feuilles nouvelles formées au centre ont, quand elles sont

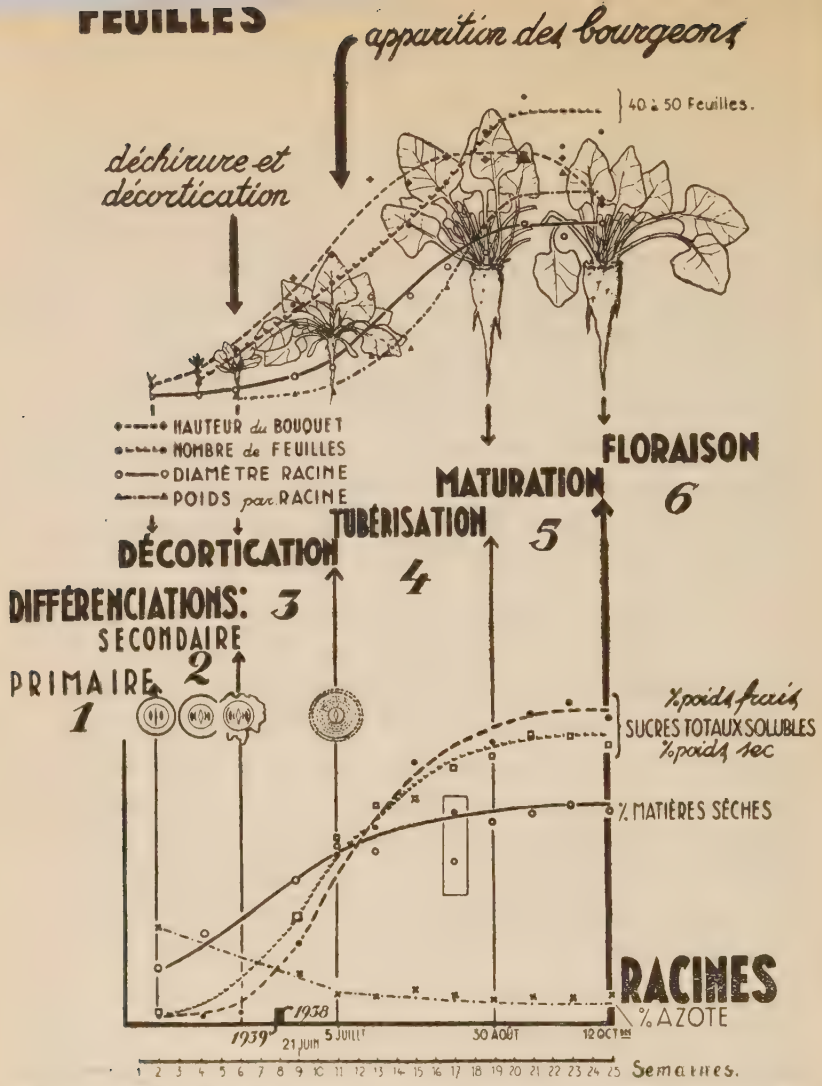


FIG. 3. — Tableau d'ensemble des observations et analyses faites sur les betteraves de la variété Hilleshög du 6 juin 1938 au 12 octobre 1938 et au cours du printemps 1939.

En haut : observations et mensurations concernant les feuilles et les racines.

Au milieu : schémas des structures anatomiques successives de la racine.

En bas : analyses chimiques du contenu des racines en sucres totaux solubles, en matières sèches et en azote.

Tous les points obtenus sont marqués sans omission par rapport au temps avec des échelles d'ordonnées appropriées. Il en est de même pour les observations morphologiques et anatomiques.

La mise en parallèle de ces divers résultats fait apparaître un certain nombre de phénomènes synchroniques qui permettent la délimitation de cinq étapes dans le cycle végétatif de cet organisme. Il conviendrait d'y ajouter une sixième, la floraison qui n'a pas été étudiée ici. (Les deux points encadrés, sucres % frais et matières sèches % frais du 17 août sont anormalement bas. Ils proviennent d'un accident climatique repéré.)

adultes, des pétioles plus courts et des surfaces plus réduites que les feuilles précédentes (catégorie C); les feuilles les plus anciennes (catégorie A) sont presque entièrement éliminées; elles sont suivies par les plus externes de la catégorie B; le bouquet foliaire est diminué en taille. Le volume, le poids de la racine, ses teneurs en sucres solubles et en matières sèches n'augmentent plus que lentement.

La période suivante sera la *floraison* : la tige terminée par les primordiums des fleurs s'allonge considérablement et « monte en graines ». Nous n'avons pas encore de nombreuses données sur cette période qui se manifeste normalement dans le cours de la deuxième année et occasionnellement à la fin de la première.

Dans quelle mesure ces étapes physiologiques correspondent-elles à des « phases de développement » au sens que leur donnent Lysenko (4) et son école. Constituent-elles une succession de stades biologiques qualitativement différents l'un de l'autre mais liés l'un à l'autre par un déroulement progressif irréversible de réactions biochimiques internes dépendant de manière précise de certains facteurs du milieu?

Nous ne pouvons répondre par l'affirmative, car il nous faudrait savoir si nos étapes correspondent à des changements phasiques dans les activités méristématiques de la betterave.

Néanmoins, nous considérons que nous apportons quelques faits nouveaux concernant la diagnose des âges physiologiques de la betterave, basés sur l'évolution des caractères morphologiques et anatomiques ainsi que sur les variations de son contenu biochimique, en attendant que l'on puisse ultérieurement repérer les ajustements phasiques qui se produisent dans les méristèmes.

Institut botanique de l'Université de Liége.
(Laboratoire de Physiologie végétale.)

INDEX

(1) Pregl, F., *La microanalyse organique quantitative*, traduit par Welter, G. (Les presses universitaires de France, Paris, 1923).

(2) Bouillenne-Walrand, M. et Bouillenne, R., *Les sucres solubles dans « Mercurialis perennis* L. », 1re note (*Bull. Acad. roy. Sc. Bel.*, 849-866; 1933) et 2e note (*Bull. Acad. roy. Sc. Belg.*, **6**, 642-658; 1935).

(3) Bouillenne, R., *Differenciation in higher Plants* (*Plant Physiology*, **3**, 421, 1928).

(4) Lysenko, T.-D., (*Trud. Arerbaidz. Sta.*, **5**, 1-168; 1928) et (*Bull. Jarov.*, **1**, 213; 1932).

LA PHOTOSYNTHESE.

par P. C. PREVOT,
Dr. Sc. Agrégé de l'Enseignement Supérieur,
Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liége.

INTRODUCTION.

Cette note reproduit une leçon donnée par l'auteur devant la Faculté des Sciences de l'Université de Liége pour l'obtention du titre d'Agrégé de l'Enseignement Supérieur. Elle n'est pas le résultat de recherches personnelles. Elle a pour but simplement de montrer la grande complexité du problème de la photosynthèse, tout en suggérant quelques possibilités de recherches.

Les renseignements fournis par cette note sont puisés principalement dans les travaux suivants, auxquels nous renvoyons le lecteur pour une étude approfondie de la photo-synthèse.

1. SPŒHR 1926. Photosynthesis (Chemical Catalog Company).

2. DUGGAR 1936. Biological effects of radiation (Mc Graw-Hill - New-York).

3. EMERSON 1936. A review of recent investigations in the field of chlorophyll photosynthesis (Ergebn. d. Enzymforschung. V : 305-347).

4. BAAS-BECKING et HANSON 1937. Note on the mecanism of photosynthesis (Proc. Roy. Acad. Amsterdam XL(9) : 752-755).

5. STOLL et WIEDEMAN 1938. Chlorophyll (Fortschritte d. Chemie Org. Naturstoffe. 1 : 159-254).

6. VAN HILLE 1938. The quantitative relation between rate of photosynthesis and chlorophyll content in *Chlorella pyrenoidosa* (Rec. Trav. Bot. Néerlandais XXXV : 680-757).

I. — Les facteurs de la photosynthèse.

La synthèse des glucides sous l'action de la lumière (photo-synthèse) dans les cellules chlorophylliennes des plantes se trouve à la base du maintien de la vie à la surface de la terre.

En effet, **seuls** les organismes chlorophylliens (1) peuvent transformer et emmagasiner sous forme de glucides l'énergie solaire qui sera utilisée

(1) Les recherches de FISCHER et MITTENZWEI (1938) et d'autres montrent que les bactéries sulfureuses contiennent également de la chlorophylle, la « bactério-chlorophylle », dont la formule chimique est voisine de celle de la chlorophylle ordinaire

ultérieurement dans toutes les synthèses de la cellule vivante. Les facteurs et le mécanisme de la photo-synthèse sont parmi les plus grandes questions qui se posent à l'humanité, et l'on peut dire que tout progrès dans cette question est susceptible d'avoir des répercussions économiques considérables.

C'est malheureusement un problème d'une complexité extraordinaire par suite du nombre considérable de facteurs qui interviennent et l'on comprend facilement que les progrès réalisés dans l'étude de ces multiples facteurs et de leurs interactions sont très lents.

Le Tableau I résume nos principales connaissances sur le rôle des divers facteurs qui contrôlent la photo-synthèse.

Ces facteurs sont rassemblés en deux grandes catégories : **facteurs extracellulaires** et **facteurs intracellulaires**. Pour chacun d'eux nous y avons signalé les résultats les plus importants obtenus.

On se rend compte immédiatement des difficultés énormes que rencontrent ceux qui veulent aborder l'étude de la photo-synthèse. En effet, quand on désire étudier l'action d'un facteur sur un phénomène biologique, il faut travailler dans des conditions aussi constantes que possible et ne faire varier que le facteur dont on veut analyser le rôle.

C'est déjà une grande difficulté technique que de faire varier la qualité de la lumière sans modifier son intensité tout en laissant la plante dans des conditions de température constante (1). Mais il est encore bien plus difficile de contrôler les facteurs internes, par exemple la quantité de chlorophylle, ou bien l'influence de la structure de la plante sur la diffusion des gaz.

Il n'est donc pas étonnant qu'à l'heure actuelle, on ne connaisse presque rien encore du mécanisme de la photo-synthèse. Certes, on a déjà des résultats empiriques intéressants au sujet de l'action des facteurs extracellulaires, résultats qui ont donné des améliorations agricoles intéressantes. Citons les expériences de plein champ de LUNDEGARDH sur l'influence de l'enrichissement de l'atmosphère en CO_2, ainsi que l'introduction sur une grande échelle de la lumière artificielle pour les cultures en plein champ en U. R. S. S.

Mais ces facteurs extracellulaires n'agissent qu'**INDIRECTEMENT** sur la photo-synthèse. Ils influencent les facteurs intracellulaires qui eux sont vraiment à la base du mécanisme de la synthèse des hydrates de carbone.

Après ce bref aperçu de la complexité des facteurs qui interviennent dans la photo-synthèse, nous allons maintenant résumer ce que l'on sait d'essentiel sur le facteur intracellulaire le plus important la **chlorophylle**.

(1) Même si la température de l'air est constante, *la température de la plante* peut varier aux diverses longueurs d'ondes utilisées par suite des coefficients d'absorption de la feuille, différents suivant la longueur d'onde.

TABLEAU I. - **Les facteurs de la photo-synthèse.**

FACTEURS EXTRACELLULAIRES

LUMIÈRE

% utilisé dans Ph.-synt. = 1 %

Spectre et Ph-synt. :
- infra-rouge : O (WARBURG et NEGELEIN 1923)
- rouge et jaune : les plus actifs (BRIGGS 1929)
- U-V : nocifs (ARNOLD 1933)

Forte intensité : destruction chl. (CO_2, EMERSON 1935)

Action sur perméabilité : (HOAGLAND 1926)

TEMPÉRATURE

Mal étudiée

Basse température : faible intensité lumineuse

Haute température : forte intensité lumineuse (LUNDEGARDH 1926)

CO

Concentration : résultats pratiques (LUNDEGARDH)

Inhibition dans forte conc. (SPŒHR 1938)

CO_2

CO_2 entré dans plante :
- Union avec chl ? (STOLL 1938)
- Réduction sans chl ? (VAN NIEL 1935)
- Formation carbonates et bicarbonates ? (ARENS 1936)

O_2

Traces nécessaires ? Non (GAFFRON 1935, EMERSON 1936)

Complications par fermentation

HUMIDITÉ

Ouverture et fermeture stomates (BROWN et ESCOMBE 1905)

Contenu en eau et Ph-synth. (DASTUR 1933)

ANATOMIE

Stomates : diffusion O_2 et CO_2

Espaces intercellulaires

Cuticule (Xérophytisme)

Translocation de substances

FACTEURS INTRACELLULAIRES

CHLOROPHILLE

Structure in vitro (STOLL et WIEDEMANN, FISCHER 1938)

Structure in vivo : particules de chl. dans stroma de nature inconnue — complexe protéinique (BAAS-BECKING et HANSON 1937)

Synthèse dans plante : lumière pas indispensable

Action de température, sels minéraux O_2,

Hypothèse de LUBIMENKO : protochlorophylle, 1932

Rôle dans Ph-synt. Assimilationzahl (WILLSTAETTER et STOLL, 1918, VAN HILLE 1938)

Rapports énergétiques (WARBURG et NEGELEIN 1923)

Mécanisme de la Ph-synt. :
- a) chl. intervient chimiquement (FRANCK 1935) EMERSON 1937, SPŒHR 1938)
- b) chl. n'intervient pas chimiquement (VAN NIEL 1935,
- c) mécanismes cinétiques

EAU

Imbibition protoplasme (Metabolisme BOUILLENNE 1935)

Rôle comme réactif (6 CO_2+6 H_2O = sucres)

Dissolution substances

SUC CELLULAIRE

Carbonates et bic. sources CO_2

(Anhydrase carbonique BURR 1936, SPŒHR 1938)

RESPIRATION

Influence perméabilité (HOAGLAND et STEWARD)

Influence sur synthèse chl.

Production de radiations (SPŒHR 1936)

Relation avec Ph-synth.? (THIMANN 1938)

PROTOPLASME

Encore tout à fait inconnu

Réaction de Blackman ? (VAN HILLE 1938)

NOYAU HÉRÉDITÉ

Pas d'étude systématique

Etude génétique des anormalités chl. (LINDSTROM 1924)

PIGMENTS ANNEXES

Structure chimique assez bien connue

Rôle dans Ph-synth. encore inconnu (MONFORT 1936)

PREMIÈRE SUBSTANCE FORMÉE

Encore inconnue.

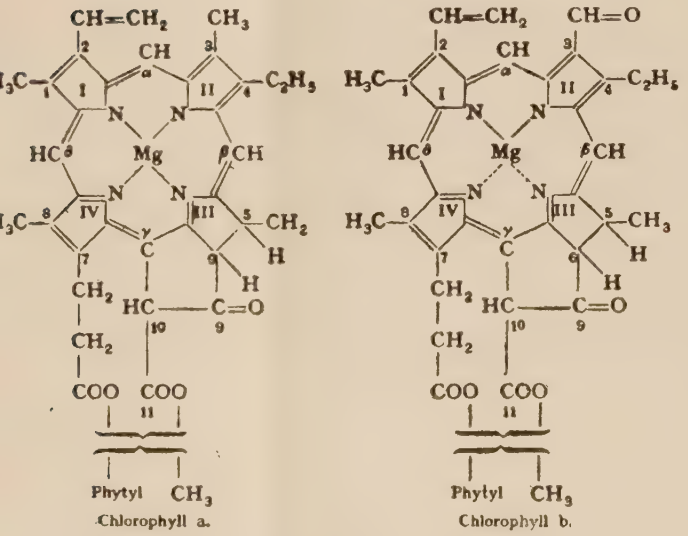
II. — La chlorophylle.

L'importance de la chlorophylle dans la photo-synthèse est bien montrée par le fait qu'on ne connaît pas d'organisme capable d'effectuer, en l'absence de chlorophylle, la synthèse des glucides à partir d'eau et d'anhydride carbonique. On peut dire : **pas de chlorophylle, pas de photo-synthèse.**

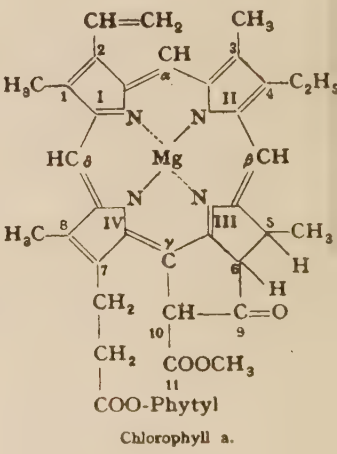
Les recherches remarquables de WILLSTAETTER et STOLL, de FISCHER et d'autres ont abouti à une connaissance assez complète de la chlorophylle telle qu'elle est extraite du végétal.

La Figure 1 représente les formules de la chlorophylle établies par

Fig. 1 a et b.



A. Chlorophylles a et b
d'après Stoll.



B. Chlorophylle
d'après Fischer

STOLL d'un côté, par FISCHER de l'autre. La seule différence réside dans la position des doubles liaisons et dans la façon dont l'anneau de doubles liaisons conjuguées est uni au magnésium central.

La chlorophylle b est la forme oxydée de la chlorophylle a, et on les trouve toutes deux chez le végétal. Cependant, on ne peut pas dire que la chlorophylle b dérive de la chlorophylle a, car la proportion de ces deux chlorophylles se maintient constante pendant la photo-synthèse, alors que si une de ces deux chlorophylles se transformait dans l'autre, on devrait observer des variations dans le rapport quantitatif des deux chlorophylles.

L'atome Magnésium est particulièrement important. C'est en effet cet atome qui maintient l'anneau de doubles liaisons conjuguées, responsable de la couleur du pigment, et qui donne à l'hydrogène de C_{10} sa grande mobilité (fait qui sera utilisé dans beaucoup de schémas proposés pour interpréter la photo-synthèse). C'est le Magnésium aussi qui donne à la

chlorophylle l'acidité nécessaire pour qu'elle puisse s'unir de façon réversible au H_2CO_3. En effet, si on remplace le Mg par du Zn ou du Cu, la molécule ne réagit plus, même à l'acide acétique ou, dans le cas du Cu, au HCl concentré.

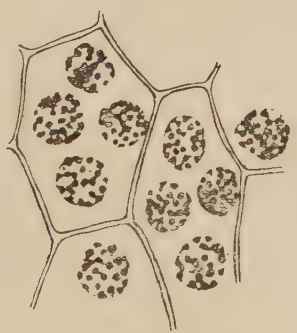
* * *

Mais si nos renseignements sur la structure de la chlorophylle extraite sont assez complets aujourd'hui, nous connaissons beaucoup moins la chlorophylle **telle qu'elle se trouve dans le chloroplaste de la cellule vivante**. Et cependant, on peut dire que c'est ici que se trouve un des points nodaux du mécanisme de la photo-synthèse et que tant qu'on n'aura pas des données précises sur cette question, les diverses théories qu'on échafaudera seront bien précaires.

Toutefois, des travaux tout récents nous permettent de pénétrer de plus en plus profondément dans la connaissance de cette chlorophylle.

Les recherches les plus complètes sur cette question sortent du laboratoire de BAAS-BECKING, à Leyde. Pendant de nombreuses années, il a étudié avec ses élèves la constitution de la chlorophylle dans la cellule vivante, comparativement à la chlorophylle extraite. Il recourt principalement à l'analyse microspectrographique des propriétés de luminescence des chloroplastes. L'école de Leyde arrive ainsi à établir que la chlorophylle se présente dans le chloroplaste sous forme de petits granules d'environ 0,3 μ de diamètre, et qu'elle n'est donc pas distribuée uniformément dans le chloroplaste, soit en solution, soit à l'état colloïdal comme on le pensait généralement. (Fig. 2).

Fig. 2.



Microphotographie de plastides en lumière rouge.
La chlorophylle (grains noirs) est rassemblée en corpuscules dans le chloroplaste (d'après Hubert, 1935).

Ces granules possèdent un grand pouvoir d'absorption de la lumière et contiennent plus de 12 % de chlorophylle. En outre, dans ces granules, la chlorophylle se présenterait vraisemblablement en films mono-moléculaires, dans lesquels le pigment serait lié à une protéine sur son côté hydrophile, tandis que sur son côté lipophile la structure serait stabilisée par un lipoïde.

On peut donc se représenter le chloroplaste comme constitué d'un stroma de nature protéinique et lipoïdique, dans lequel sont dispersés des granules de chlorophylle faiblement liés à une protéine d'un côté, à un lipoïde de l'autre côté.

Ces recherches viennent d'être confirmées de façon très intéressante par STOLL et WIEDEMANN (1938). Pour la première fois, ces auteurs sont arrivés à extraire du végétal un complexe qui ressemble fortement à la chlorophylle telle qu'elle se présente dans le chloroplaste.

Au lieu d'extraire la chlorophylle par les solvants habituels, STOLL et WIEDEMANN l'extrayent au moyen d'eau distillée, en prenant des précautions spéciales au sujet du pH et de la température.

Ils obtiennent ainsi un complexe chlorophylle-protéine, la « chloroplastine », qui montre les mêmes réactions que la substance verte des plantes : spectre, résistance à la lumière. (on sait que la chlorophylle in vivo résiste beaucoup mieux à la lumière que la chlorophylle extraite de la plante), acidité, réaction avec H_2CO_3, fluorescence.

Cette découverte constitue un progrès très intéressant dans l'étude de la constitution de la chlorophylle in vivo, car il ne fait pas de doute qu'un biochimiste aussi qualifié que STOLL n'arrive bientôt à préciser la structure de la chloroplastine.

* * *

La question de la **synthèse de cette chloroplastine** dans les cellules de la plante en est encore aux premiers stades.

Pendant longtemps, on a pensé que la lumière est indispensable pour la synthèse de la chlorophylle. Il est bien démontré à l'heure actuelle que cette synthèse peut parfaitement se réaliser à l'obscurité. C'est ainsi que DANGEARD (1921) est arrivé à cultiver à l'obscurité, sur milieu sucré, une Algue pendant 8 ans, sans que cette Algue perde sa chlorophylle.

Cependant, la lumière est **favorable** à la synthèse de la chlorophylle, mais son action est vraisemblablement **indirecte**. En effet, l'absence de lumière met la plante dans des conditions physiologiques défavorables, par suite de l'absence de photo-synthèse. Ce sont ces conditions physiologiques défavorables qui ont une répercussion sur la fabrication de chlorophylle par la plante.

C'est de la même façon qu'on peut interpréter l'action bien connue de la température, des carbohydrates et des sels minéraux sur la synthèse de la chlorophylle. On sait par exemple que des plantes cultivées en milieu dépourvu de Fer sont chlorotiques. Or le Fer n'entre pas dans la constitution de la molécule de chlorophylle. L'absence de Fer agit vraisemblablement sur le mécanisme de la respiration qui tient sous sa dépendance les transformations d'énergie dans la plante. Cette interprétation est confirmée par le fait que l'absence d'oxygène inhibe complètement la synthèse de la chlorophylle.

A l'heure actuelle, après les recherches célèbres de LUBIMENKO, il est démontré que la chlorophylle existe dans la cellule sous une forme incolore, la **protochlorophylle**, dérivée elle-même d'une substance incolore encore inconnue. Cette protochlorophylle donnerait naissance à la chlorophylle par réaction enzymatique, ou peut-être dans certains cas photochimiques. D'après STOLL et WIEDEMANN (1938), les protochlorophylles a et b seraient les complexes magnésiens des acides dicarboniques porphyrines, éthérifiés par l'alcool méthylique et le phytol.

III. — **Mécanisme de la photo-synthèse.**

Ayant vu rapidement ce que l'on sait de la chlorophylle in vitro et in vivo, de la synthèse de la chlorophylle dans la plante, nous pouvons aborder maintenant le grand problème de la photo-synthèse : **Le mécanisme de la photo-synthèse.**

Dès 1918, les célèbres recherches de WILLSTAETTER et STOLL montrent qu'une autre réaction qu'une simple réaction photochimique doit intervenir dans la photo-synthèse.

Etudiant les rapports entre l'intensité de la photo-synthèse et le contenu des feuilles en chlorophylle, WILLSTAETTER et STOLL trouvent que ce rapport (qu'ils appellent « Assimilationszahl ») n'est pas constant. Ils constatent en outre que cet A.Z. est plus élevé pour les plantes pauvres en chlorophylle que pour les plantes riches en chlorophylle.

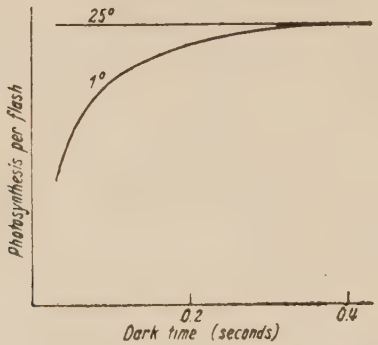
Ils en tirent la conclusion que si dans des plantes pauvres en chlorophylle, la quantité de chlorophylle est le facteur minimum qui limite la photo-synthèse, autrement dit le **facteur limitant**, dans les plantes riches en chlorophylle au contraire la quantité de chlorophylle n'est plus le facteur limitant. Il faut donc qu'il y ait un autre facteur qui vienne limiter la photo-synthèse, et c'est ce facteur dont ils ne précisent pas la nature, qu'ils appellent la **réaction sombre** (puisque la chlorophylle et par conséquent la lumière n'interviennent pas dans cette réaction). WARBURG l'a appelée **réaction de Blackman**.

La nature de cette réaction de Blackman est extrêmement discutée et constitue sans doute un des points les plus importants dont l'élucidation fera faire un grand pas à l'étude des phénomènes de photo-synthèse. Son existence n'est plus mise en doute à l'heure actuelle.

Outre les expériences que nous venons de rappeler, le fait que le coefficient de température varie avec l'intensité de l'illumination met la réaction sombre en évidence. A forte intensité lumineuse on a un $Q_{10}=2$ et à faible intensité un $Q_{10}=1$. On en conclut qu'à forte intensité une réaction chimique détermine la vitesse de la réaction, puisque la température a un effet aussi marqué. A faible intensité au contraire, la réaction chimique n'est plus le facteur limitant, c'est au contraire la réaction photochimique dont la vitesse réduite limite le processus, ce qui se traduit par un coefficient de température caractéristique des réactions photochimiques, c.-à-d. $Q_{10}=1$.

Le fait est encore bien démontré par des expériences où les plantes sont soumises à une lumière intermittente, dont on peut faire varier à volonté la longueur des périodes d'obscurité et de lumière. (Fig. 3).

Fig. 3.



Photosynthèse en lumière intermittente
d'après Emerson, 1936).

Dans la Figure 3, la ligne supérieure est droite, parallèle à l'axe des abscisses, ce qui montre qu'à haute température (25°C) la réaction qui se passe pendant la période obscure est instantanée, puisqu'on n'arrive pas à montrer qu'une réduction de la période obscure a une action sur la photosynthèse.

A 1°C au contraire, il faut que la période obscure ait au moins 0,3 seconde de durée pour que la réaction qui peut prendre place pendant l'obscurité ait le temps de se produire.

Ceci montre que la réaction qui se passe pendant la période obscure a un fort coefficient de température et est donc de nature chimique ou enzymatique.

Par conséquent, la photosynthèse exige au moins deux réactions : une réaction chimique ou enzymatique, de nature encore fort discutée, et une réaction photochimique. Voyons maintenant les principaux modèles qui ont été proposés pour expliquer le mécanisme de la photosynthèse.

* * *

Préalablement, il est nécessaire de rappeler ce que l'on sait des **rendements énergétiques de la photosynthèse**, car les différents modèles récents proposés sont justement basés sur ces données expérimentales.

Quand on étudie cette question capitale, on est frappé du fait que la seule base expérimentale sérieuse est constituée par les expériences anciennes faites par WARBURG et NEGELEIN en 1923.

WARBURG et NEGELEIN étudient la photosynthèse chez une Algue monocellulaire : *Chlorella viridis*, au moyen de la méthode manométrique. Ils utilisent la lumière d'une région bien déterminée du spectre : de

5700 à 6450 Å. L'intensité des radiations est mesurée par un bolomètre. La chambre manométrique contient assez d'Algues pour que toute la lumière incidente soit absorbée.

L' « efficience » de la photosynthèse est représentée par le rapport $\frac{W}{E}$ où W= l'énergie utilisée par la photosynthèse et E= l'énergie absorbée par la suspension d'Algues.

WARBURG et NEGELEIN trouvent que ce rapport est égal à environ 59 %, avec un maximum de 63,5 %. L'efficience diminue parallèlement avec la longueur d'onde.

Appliquant ensuite la loi de l'équivalent photochimique d'EINSTEIN, les auteurs trouvent qu'un **minimum de 4 quanta est nécessaire pour la réduction d'une molécule de CO_2.**

C'est ce minimum de 4 quanta qui, comme nous allons le voir, sera utilisé dans toutes les théories récentes proposées pour expliquer la photosynthèse.

Depuis ces recherches, il n'y a plus eu aucun travail important pour déterminer le rendement énergétique de la photosynthèse chez les organismes chlorophylliens. Des expériences semblables ont été faites sur des bactéries sulfureuses et ont abouti au même résultat de 4 quanta.

Il y aurait un intérêt énorme pour l'avancement du problème de la photosynthèse à reprendre les expériences de WARBURG et NEGELEIN, spécialement en utilisant la technique spectrographique de MAC ALISTER (1), de les étendre à d'autres organismes verts pour contrôler si on obtient le même rapport énergétique de 4 quanta.

C'est en nous appuyant sur des notions bien incomplètes que nous abordons maintenant l'étude des mécanismes proposés pour interpréter la photosynthèse.

En effet, dans ces mécanismes, on étend à tous les organismes chlorophylliens les résultats obtenus par WARBURG et NEGELEIN sur une Algue monocellulaire, résultat qu'aucun chercheur ne s'est encore donné la peine de contrôler sérieusement.

Faisons remarquer en outre qu'on ne sait pas non plus ce que devient le CO_2 quand il est entré dans la cellule, quel est le premier produit de la photosynthèse et qu'on est seulement en train d'avoir des connaissances un peu précises sur la structure de la chlorophylle telle qu'elle est dans la cellule.

* * *

(1) La technique spectrographique de MAC ALISTER, basée sur l'absorption des rayons infra-rouges par le CO_2 de l'air, permet une détermination *instantanée* du contenu de l'air en CO_2. Elle permet donc de suivre *continuellement* la marche de la respiration et de la photosynthèse d'une plante. Cette technique constitue un progrès capital dans l'étude de la photosynthèse.

Voyons maintenant, en tenant compte de ces remarques préliminaires, 3 schémas proposés pour interpréter le mécanisme de la photosynthèse, schémas qui malheureusement ne se prêtent pas à une vérification expérimentale rigoureuse dans l'état actuel de nos connaissances et de nos moyens d'étude. Ces 3 schémas ont été choisis parce que, malgré toutes les objections qu'on peut y faire, ils répondent le mieux aux connaissances fragmentaires que l'on possède.

Pour WILLSTAETTER (1933), STOLL (1935) et FRANCK (1935) l'acide carbonique ou un dérivé se combinerait avec le Mg de la chlorophylle. Une fois combiné, l'absorption de lumière (quanta) provoquerait des regroupements moléculaires, qui rendraient la molécule susceptible de réduction. Voici comment FRANCK schématise cette hypothèse :

$$ChHH + h\nu = ChH + H \quad (1)$$
$$H + O_2 = O_2H$$
$$O_2H + H_2O = H_2O_2 + OH$$
$$OH + OH = H_2O_2$$

La monodéhydrochlorophylle ainsi formée serait capable de réagir avec l'acide carbonique : $ChH + H_2CO_3$:

1) $HChOC\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix} + h\nu = OHChOC\begin{matrix}OH\\H\end{matrix}$

2) $OHChOC\begin{matrix}OH\\H\end{matrix} + H2O + h\nu = HChOC\begin{matrix}OH\\H\end{matrix} + H2O2$

3) $HChOC\begin{matrix}OH\\H\end{matrix} + h\nu = OHCh + HCHO$

4) $OHCh + H2O + h\nu = HCh + H2O2$

Dans ce schéma, la réaction de Blackman serait représentée par la scission de H_2O_2 par la catalase avec émission de O_2.

Les principales faiblesses de cette théorie sont les suivantes :

1) L'union de CO_2 avec la chlorophylle est peu probable. KOHN (1936) a calculé que si une molécule de chlorophylle doit absorber 4 quanta pour effectuer la réduction d'une molécule de CO_2, il faudrait 1 année avant qu'une suspension de cellules puisse effectuer une quantité mesurable de photosynthèse. Ce calcul est basé sur le fait que des recherches récentes ont montré qu'il y a environ 2500 molécules de chlorophylle pour une molécule de CO_2 réduite dans une cellule de *Chlorella*.

(1) hv, v à prononcer nu, symbole de l'énergie quantique.

2) La réaction de Blackman n'est vraisemblablement pas la scission de H_2O_2 par la catalase. En effet, la présence de catalase n'est pas en rapport avec le pouvoir de la plante de produire de l'O_2. C'est ainsi que dans les bactéries sulfureuses il y a une grande quantité de catalases et cependant elles ne forment pas d'O_2 dans leur photosynthèse. Autre argument : *Chlorella pyrenoïdosa* photosynthétise deux à trois fois plus activement que *Chlorella vulgaris* qui contient cependant 9 à 10 fois plus de catalase.

3) SPŒHR (1938) vient de montrer que, quoique la chlorophylle pure dissolve le CO_2, il n'y a pas évidence de réaction chimique entre les 2 et que les expériences antérieures indiquant une interaction entre chlorophylle et CO_2 peuvent être expliquées par la solubilité du CO_2 dans le pigment. En ce qui concerne l'union de CO_2 avec Mg comme le supposent WILLSTAETTER et STOLL, SPŒHR montre que l'enlèvement de Mg — ce qui donne de la phaeophytine — augmente plutôt que de diminuer la solubilité de CO_2 dans le pigment.

Il semble donc bien à l'heure actuelle qu'il faille abandonner l'idée d'une union de CO_2 ou d'un produit dérivé avec la chlorophylle. **On devrait plutôt considérer la chlorophylle comme un photosensibilisateur que comme une photoenzyme.**

Evidemment, quand on dit que la chlorophylle est un photosensibilisateur on n'a pas dit grand chose, car on ne sait rien de la façon dont la chlorophylle agit. Mais cela permet d'orienter les recherches vers l'étude physico-chimique des photosensibilisateurs, dans une toute autre voie que celle dans laquelle STOLL oriente la question.

Dans les 2 autres schémas que nous résumons, il n'y a plus d'union de CO_2 avec une molécule de chlorophylle par l'intermédiaire de Mg. Passons à la deuxième théorie.

Etudiant la photosynthèse dans les bactéries sulfureuses où la réduction de CO_2 ne s'accompagne pas d'émission d'O_2, VAN NIEL (1935) propose un schéma où la réduction de CO_2 serait effectuée directement par un transporteur de H, la chlorophylle n'intervenant que comme photosensibilisateur.

Pour les bactéries pourpres : $CO_2 + 2H_2S = CH_2O + H_2O + 2S$
En général : $CO_2 + 2H_2A = CH_2O + H_2O + 2A$
(A = accepteur de H).

La lumière aurait comme action de produire du H actif, un atome de H étant activé par chaque quantum absorbé.

Cette théorie constitue un progrès sur la précédente parce qu'elle ne réclame pas une succession compliquée de réactions photochimiques, comme c'est nécessaire si on suppose qu'une molécule de chlorophylle doit absorber 4 quanta pour réduire une molécule de CO_2. Au contraire, chaque quantum absorbé ferait la même chose ; produire un H actif.

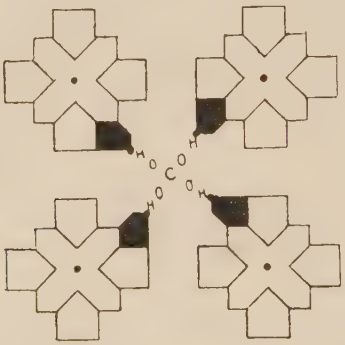
Malheureusement les preuves expérimentales font autant défaut pour ce schéma que pour le précédent.

Enfin, la dernière hypothèse que nous examinerons est celle que viennent de formuler BAAS-BECKING et HANSON (1937).

D'après eux, les molécules de chlorophylle seraient unies en tétrades. Il y aurait, avant l'absorption de lumière, hydratation de CO_2 en acide orthocarbonique, par réaction enzymatique.

Cet acide orthocarbonique serait maintenu au centre de la tétrade des 4 molécules de chlorophylle (Fig. 4). Ces 4 molécules de chlorophylle ab-

Fig. 4.



Acide orthocarbonique au centre d'une tétrade de molécules de chlorophylle (d'après Baas-Becking et Hanson, 1937).

sorbant alors 4 quanta, au 4^{me} quantum absorbé, il y aurait scission de la molécule d'acide orthocarbonique en $H_2O + O_2 + H_2CO$. Dans cette hypothèse, la réaction de Blackman serait représentée par l'hydratation de la molécule de CO_2.

Il est à peine nécessaire de dire que cette théorie est encore fort hypothétique, peut-être plus encore que les précédentes, et qu'elle doit être acceptée sous toute réserve.

CONCLUSIONS.

Nous avons montré dans cette note la complexité extraordinaire du problème de la photosynthèse ; nous avons ensuite donné les connaissances principales que l'on possède — on serait tenté d'écrire que l'on ne possède pas — sur le facteur fondamental de la photosynthèse : la chlorophylle ; nous avons terminé par un aperçu de quelques unes des théories proposées pour expliquer le mécanisme de la photosynthèse.

Nous pouvons conclure que toutes ces théories seront bâties sur du sable tant qu'on n'aura pas des données expérimentales sur le sort du CO_2 dans la photosynthèse, sur le rôle exact de la chlorophylle, sur le premier produit synthétisé et sur les relations énergétiques.

Nous pensons que les recherches sur la photosynthèse devraient être orientées de la façon suivante :

1) Utiliser parallèlement la technique manométrique de WARBURG et la technique spectrographique de MAC ALISTER.

2) Travailler dans les conditions expérimentales les plus standardisées et les plus simples possible. Pour cela utiliser des organismes monocellulaires ce qui libère des complications anatomiques.

3) Rechercher quelle est la première substance fabriquée dans la photosynthèse et dans ce but trouver une substance qui bloquerait la chaîne des réactions à un endroit déterminé, ce qui amènerait une accumulation de ces substances et la possibilité de leur identification. C'est la technique qui a permis les grands progrès accomplis dans l'étude du mécanisme de la respiration.

4) Approfondir nos connaissances des relations énergétiques de la photosynthèse.

Il y a donc là, malgré la difficulté considérable du problème posé — difficulté qui se retrouve d'ailleurs dans tous les domaines de la physiologie végétale — de quoi tenter l'imagination et le désir de recherches des botanistes. Il y a là une mine d'expériences à réaliser, expériences qui revêtent un intérêt capital tant au point de vue théorique que pratique : la transformation de l'énergie solaire et sa mise en réserve sous forme de glucides dans les cellules chlorophylliennes du végétal est un des problèmes fondamentaux pour l'humanité.

Institut de Botanique de l'Université de Liége.
Laboratoire de Physiologie Végétale.

RÉSUMÉ. — La Photosynthèse.

par P. C. PREVOT,

Cette note n'est pas le résultat de recherches personnelles. Elle a pour but de montrer la grande complexité du problème de la photosynthèse et de suggérer quelques possibilités de recherches.

Les connaissances principales que l'on possède sur la photosynthèse sont passées en revue : les facteurs de la photosynthèse, la chlorophylle, le mécanisme de la photosynthèse.

SAMENVATTING. — De photosynthese.

door P. C. PREVOT.

Deze nota is niet het resultaat van persoonlijke onderzoekingen. Doel ervan is te wijzen op de groote ingewikkeldheid van het problema der photosynthese en enkele onderzoekingsmogelijkheden aan te duiden.

Er wordt een overzicht gegeven over wat reeds is gekend aangaande de photosynthese : de factors der photosynthese, het bladgroen, het mecanisme der photosynthese.

ZUSAMMENFASSUNG. — Die Photosynthese.

von P. C. PREVOT.

Die vorliegende Arbeit ist kein Ergebnis von eigenen Versuchen vom Verfasser Sie hat zum Zweck darauf hinzuweisen wie ausserordentlich kompliziert das Problem der Photosynthese ist sowie eine Orientierung zum Veranstalten von Versuchen anzugeben.

Es wird eine Übersicht unserer Grundkenntnisse über die Photosynthese gegeben u. zw. über die Faktoren welche die Photosynthese beeinflussen, das Chlorphyll und den Mechanismus der Photosynthese.

SUMMARY. — Photosynthesis.

by P. C. PREVOT.

Above article is not a report from P. C. Prevot's own experiments as it merely aims at showing the considerable complexity of the photosynthesis problem and mentioning some possibilities for organizing further experiments.

A review of our chief information on photosynthesis is given and viz. the various factors affecting photosynthesis, chlorophyll as well as the photosynthesis machanism.

BOTANIQUE

Teneur en auxines des plantules et hypocotyles inanitiés de « Impatiens Balsamina » L. en rapport avec l'organogénèse des racines,

par R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand (*)

Dans un précédent article (1), nous avons montré que l'application d'hétéroauxine, en quantités non toxiques, à notre « root-test », *Impatiens Balsamina*, ne fait pas apparaître de racines en nombre plus considérable que sur les contrôles.

Nous avions déjà signalé que les hypocotyles employés pour ce « root-test » sont remarquablement bien vivants et se conservent tels dans le milieu employé : saccharose à 1,5 p. 100, acides aminés 1 mgr. p. 100 (1), vitamine B_1 0,02 mgr. p. 100, et nous avons conclu :

« L'hétéroauxine et les deux auxines en général ne peuvent être considérées comme le seul facteur spécial responsable de la différenciation des cellules vers la constitution des structures de racines. Leur action, indéniable, comme facteur radicigène n'est efficace que lorsque existe dans les

(*) Présentés par E. Marchal. Respectivement Advanced Fellow et Honorary Fellow de la Belgian-American Foundation, octobre 1938.

(1) Notre mélange d'acides aminés est constitué de glycine et d'alanine; cette composition azotée a le mérite d'être beaucoup plus simple que le mélange de White et elle nous a donné d'excellents résultats. Nous expliquerons ailleurs les raisons de ce choix.

tissus des boutures un facteur spécial d'organisation appelé rhizocaline par Bouillenne et Went en 1933. »

Les travaux de ces deux auteurs avaient, en effet, montré qu'il existe un principe actif responsable de la néoformation radiculaire à la base de boutures ou d'hypocotyles privés de leurs racines préformées (2).

Cette hypothèse de travail, reprise de Sachs par Went en 1929 (3) et par l'un de nous en 1932 (4), a subi différentes fortunes au cours de nombreuses et importantes recherches effectuées dans les laboratoires, sur le problème de l'apparition des racines sur boutures munies ou non de leurs feuilles.

Du considérable amas de résultats accumulés depuis 1933, sont sorties des applications industrielles extrêmement importantes pour l'horticulture.

Bien que certains auteurs eussent déjà signalé l'effet de différentes substances inorganiques et organiques sur l'enracinement des boutures [Curtiss, 1918 (5); Popoff (6), Popoff et Gleisberg, 1924 (7); Kupfer (8)]; on peut considérer que les nombreuses recherches qui ont abouti à l'application sur le plan de l'industrie agricole des substances dites radicigènes, sont la suite de deux travaux extrêmement importants :

1° De Thimann et Went (9) qui, en essayant d'isoler la rhizocaline, ont obtenu une substance identifiable aux auxines et provoquant l'apparition de racines;

2° De Kögl et ses collaborateurs (10) qui ont montré que l'acide β-indol-acétique de synthèse et divers éthers de cet acide sont des agents radicigènes extrêmement actifs.

Ensuite, différents auteurs et notamment les travailleurs de Boyce-Thompson Institution (11), ont appliqué à ces mêmes recherches les homologues supérieurs de l'acide β-indol-acétique (propionique, butyrique) et d'autres dérivés acétiques (naphtalène-acétique, anthracène-acétique, etc.) et leurs éthers; ils ont obtenu des résultats remarquables.

Bref, on connaît aujourd'hui un grand nombre de sub-

Photo R. Sauveur.

Fig. 1. — Boutures de *Abutilon*, après 12 jours dans un mélange, tourbe ($^2/_3$), sable ($^1/_3$); à gauche 3 témoins; à droite 3 boutures traitées pendant 24 heures au 202 Roche (dil. $^1/_{2.000}$)
(Liége, avril 1938.)

Photo R. Sauveur.

Fig. 3. — Boutures de Laurier-blanc, *Nerium Oleander*, après 20 jours dans un mélange, sable, tourbe; de gauche à droite : un témoin, 2 boutures traitées au 202 Roche pendant 24 heures (dilut. 1 p. 100).
(Liége, avril 1938.)

stances dites radicigènes appliquées à doses relativement fortes (1 à 5 mgr. par gramme de lanoline ou bien solutions aqueuses, 1-20 mgr. p. 1.000).

Toutefois, ces découvertes qui ont orienté, dans l'ordre pratique, un considérable champ de recherches et de réalisations (celui des substances organiques à pouvoir radicigène appelées à tort par certains auteurs root-hormones), ont fait abandonner pendant quelques années (1934 à 1937) l'étude du problème fondamental : le *mécanisme de l'apparition des néoformations radiculaires.*

Selon nous, dans l'état actuel des recherches, le problème peut se poser comme suit :

1° Quel est le rôle de l'auxine dans le processus de néoformation radiculaire? L'auxine est-elle un facteur nécessaire dans ce phénomène biologique? Nous entendons parler ici de son action hormonale, c'est-à-dire aux concentrations biologiques de 10^{-8}, 10^{-6} mol. et non de l'auxine appliquée comme un réactif à des doses non biologiques et qui provoque aux endroits de son application des mitoses considérables, celles-ci s'organisant ensuite en racines, bourgeons ou restant à l'état de cals non différenciés;

2° L'hypothèse de l'existence d'un facteur spécifique, existant dans la plante et responsable de l'orientation des mitoses en structures de racines, doit-elle encore être invoquée à l'heure actuelle à la lumière des récents résultats?

*
* *

Si, il y a quelques années, on a pu espérer avoir enfin le moyen de faire venir des racines sur les boutures de n'importe quelle plante et à n'importe quel moment, on est obligé aujourd'hui de reconnaître que l'application à différentes doses des substances radicigènes ne suffit pas pour toutes les plantes; en règle générale, présentent des résultats positifs les boutures de plantes qui normalement donnent aussi assez facilement des racines (fig. 1 et 3).

De même, on obtient aussi de très beaux résultats en appliquant aux boutures de certaines espèces des solutions d'oxydant comme le permanganate en solution diluée ou du carotène en émulsion, comme nous l'avons souvent constaté (fig. 2).

Par contre, certaines espèces se montrent totalement réfractaires à l'action des substances radicigènes : Cooper (12) a montré que, après traitement par l'hétéroauxine, les boutures de « Lemon » (Citrus div. var.) donnent très facilement des racines, tandis que celles de Pommier n'en donnent pas, alors qu'elles ont absorbé la même quantité d'acide indol-acétique.

Evenari et Konis (13) ont obtenu des résultats semblables en appliquant l'hétéroauxine respectivement à des boutures de Vitis et de *Pyrus Malus*; les premières donnent des racines, tandis que les différentes variétés de Pyrus n'ont fourni que des cals fortement développés.

Certaines variétés de *Pisum* réagissent au traitement par les radicigènes en donnant des racines en grande quantité sur les épicotyles étiolés, tandis que d'autres variétés restent indifférentes (F. Went, renseignement verbal, 1938).

De même, on sait aujourd'hui que des boutures de plantes qui donnent facilement des racines lorsqu'on les traite par les produits radicigènes à certaines époques, répondent négativement ou très mal lorsqu'on les traite à d'autres époques; par exemple, nous avons constaté que les boutures de Laurier blanc (*Nerium Oleander*) traitées au mois d'avril par du 202 Roche (combinaison arsenicale d'acide indol-acétique) donnent en quelques jours une profusion telle de racines que l'épiderme éclate sur une grande longueur (fig. 3); des boutures de la même plante traitées au mois de juin par les mêmes concentrations ne réagissent plus ou presque plus.

Ces faits ne peuvent guère s'expliquer que si l'on admet d'une part que certaines espèces ont en quantité suffisante, d'autres espèces en quantité insuffisante ou nulle les élé-

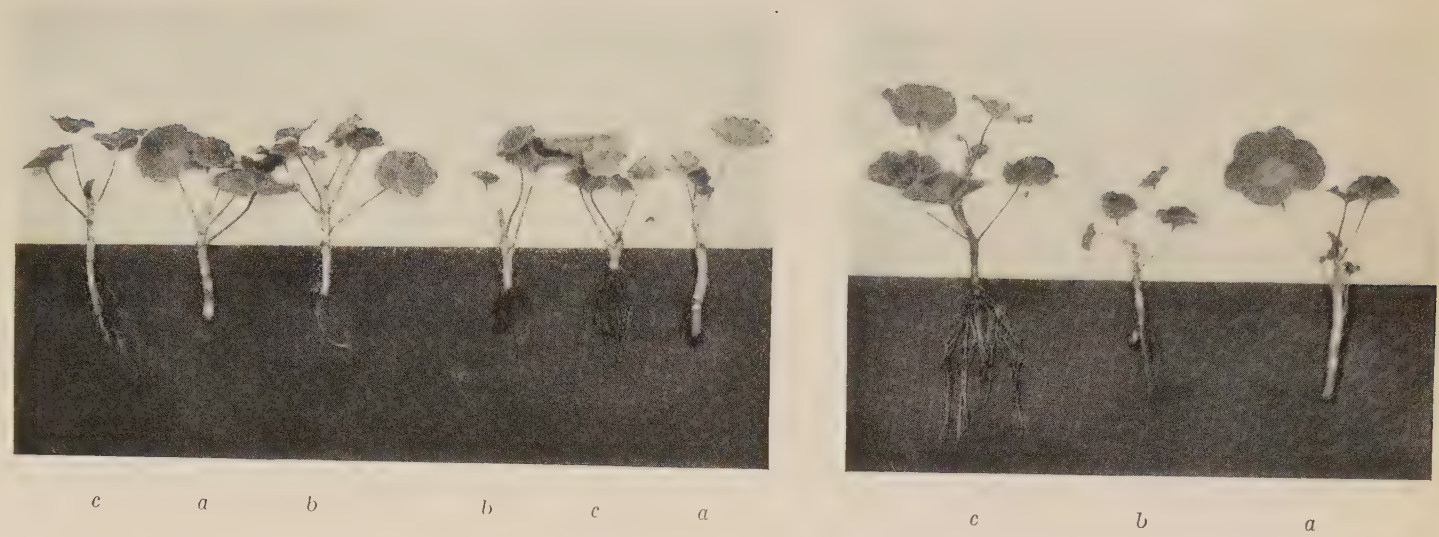


Photo R. Sauveur.

Fig. 2. — Bouture de *Pelargonium sp.*, après 15 jours dans un mélange, tourbe ($^2/_3$), sable ($^1/_3$); à gauche 3 témoins, au centre 3 boutures traitées au 202 Roche (dil. $^1/_{2.000}$) pendant 24 heures, à droite 3 boutures traitées au Carotène (lanoline). Dans chaque expérience.

a : Type avec un minimum de racines.

b : Type avec un nombre moyen de racines.

c : Type avec un maximum de racines.

(Liége, avril 1938.)

ments nécessaires à la différenciation en structures radiculaires des cellules dont les mitoses viennent d'être provoquées à certains endroits des tiges par différents traitements; et d'autre part, que certaines plantes possèdent ces éléments à certaines époques et non à d'autres.

Lorsque les plantes ne possèdent pas ou ne possèdent plus, disons provisoirement ces organisateurs, les cellules ne s'organisent pas en tissus de racines [Delarge (14) sur plantules de *Crinum Capense*].

H. Traub (15) a fait l'expérience suivante : il greffe un rameau de Citrus qui donne facilement des racines sur Sweet Orange qui n'en donne pas et il fait des boutures avec sommet Citron et base Sweet Orange. Il obtient à la base de ces boutures des cals considérables alors que les témoins Sweet Orange seuls n'en donnent pas et il conclut que « le facteur pour la formation des cals a passé du greffon dans la base du Sweet Orange tandis que le facteur pour la formation des racines n'a pas passé à travers la greffe ».

D'autre part, des expériences récentes ont montré [Czaja (16), Neil W. Stuart (17), Taylor R. Alexander (18)] que le traitement par l'acide indol-acétique provoque le transport rapide des matériaux de réserve et notamment des glucides aux endroits d'application et amène à ces mêmes endroits un métabolisme considérablement accru, c'est-à-dire une consommation considérable des sucres accumulés; par exemple, des hypocotyles de *Phaseolus vulgaris* âgés de 9 jours (expérience de Neil Stuart) trempés pendant 4 heures dans une solution de 0,01 p. 100 d'acide indol-acétique et placés ensuite en sable, avec des contrôles, montrent après 48 heures une teneur en sucres solubles à peu près double de celle des hypocotyles témoins; tandis que dans les tiges et les pétioles, la proportion est exactement l'inverse; de même les hypocotyles traités ont absorbé l'eau en plus grande quantité que les témoins; 120 heures après, lorsque les racines ont apparu en quantité considérable sur les hypocotyles des plantes traitées, la proportion de sucres

y est beaucoup moindre que chez les témoins, indication qu'il y a eu activité respiratoire considérable; de même dans les entre-nœuds des boutures traitées, il ne reste pas trace de sucres, alors que les témoins en contiennent.

Reinders D.-E. (19) arrive à la suite de ses expériences sur des disques de pommes de terre, à la même conclusion d'une respiration accrue sous l'influence de l'acide indol-acétique.

Il semble donc bien démontré que, comme nous l'avons suggéré en 1937 (20), l'action des substances dites radicigènes est avant tout de provoquer une activation métabolique aux endroits traités et une accumulation de matières de réserve et notamment de glucides; cette libération d'énergie se traduit naturellement par des mitoses accélérées, par exemple, dans les zones cambiales [Söding (33)]; que les cellules nouvelles s'organisent en racines ou restent indifférenciées dépend de la plante utilisée et de son contenu; ainsi peut se comprendre l'action dite radicigène d'un grand nombre de substances si différentes les unes des autres et aussi les réponses diverses fournies par les divers matériels de plantes à un même réactif : racines, bourgeons [Prevot, 1939 (21)], cals, tumeurs.

Pour qu'il se forme des racines aux endroits traités, il faut, à notre avis, que parmi les matières transloquées, existent le (ou les) facteur de différenciation radiculaire que nous avons appelé rhizocaline sans rien préjuger de sa nature.

La question se pose de savoir si ce facteur est simplement d'ordre nutritif (glucide, protide, lipide) ou s'il appartient à la classe des micro-réserves (vitamine, hormone, ferment) ou s'il n'est pas un radical ou simplement un élément dont la présence ou l'absence conditionne la formation *de novo* d'ébauches radiculaires.

Il ne fait plus de doute aujourd'hui que les auxines ne

sont pas le seul facteur spécifique de la néoformation radiculaire.

F. Went (22), en expérimentant sur *Pisum*, a montré comme nous (1) que la présence d'auxine ne suffit pas à faire apparaître des racines et qu'elle ne constitue qu'un des facteurs essentiels de la néoformation : « The experiments describe above make clear at once that root formation is not merely a fonction of the cell as such, even if it is supplied with sufficient auxine, but is rather a function of the specific condition of the tissue, depending upon the presence of a specific factor coming from the cotyledons which cooperates with auxine. »

En ce qui concerne les facteurs d'ordre nutritif, l'un de nous a montré en 1933 (2) dans ses premières expériences sur hypocotyles de *Impatiens Balsamina* le rôle important joué par les glucides : ils maintiennent les hypocotyles en vie pendant très longtemps et permettent l'apparition d'un nombre limité de racines.

Dans notre précédent travail, nous avons montré (1) que l'addition d'acides aminés (alanine, glycine) au milieu sucré, prolonge la vie des hypocotyles, mais n'augmente pas le nombre des racines en quantité appréciable, ni leur longueur; tandis que l'addition de vitamine B_1 au milieu sucré et aminé n'a pas d'influence sur le nombre des racines, mais augmente considérablement leur longueur. Ces dernières conclusions sont conformes aux résultats obtenus par d'autres auteurs sur les cultures *in vitro* des pointes radiculaires [White (23), Robbyns (24), Bonner (26)].

Bonner et Addicott (25), (27) ont démontré tout récemment qu'acides aminés et vitamine B_1 ne sont pas les seuls facteurs accessoires de croissance des racines. Des racines cultivées en milieu synthétique contenant uniquement ces deux groupes de facteurs deviennent de plus en plus minces au fur et à mesure des repiquages hebdomadaires. Si on ajoute de l'acide nicotinique (vitamine B_6), on peut cultiver

ces racines pendant plus de dix semaines en leur conservant leur aspect normal.

En ce qui concerne l'hétéroauxine, nous avons montré que l'addition d'acide indol-acétique à un milieu constitué de saccharose, acides aminés, vitamine B_1, ne provoque pas une augmentation sensible dans le nombre des racines de néoformation sur les hypocotyles [inanitiés, préparés comme « Root-Test », voir notre technique à ce sujet (1)]; mais elle inhibe considérablement la croissance de ces racines.

Au contraire, sur des épicotyles non inanitiés préalablement, l'application d'hétéroauxine a une influence activante très considérable sur le nombre des racines de néoformation; nous avons conclu que les hypocotyles inanitiés étaient privés d'un facteur spécifique nécessaire à la différenciation radiculaire tandis que les épicotyles non inanitiés le contenaient en quantité telle qu'il n'était pas facteur limitant; l'application d'hétéroauxine agissant comme activant métabolique et provoquant des mitoses considérables lui permettait d'agir comme organisateur des structures.

L'action de l'auxine dans la néoformation radiculaire est selon Went (22) la suivante : « L'application au sommet des boutures de concentrations faibles d'auxine (jusqu'à 100 fois la concentration normale des plantes qui est voisine de 10^{-6} mol.) provoque un mouvement parfaitement polaire de la rhizocaline (et dans le même sens que la polarité de l'auxine) et cause la formation de racines à la base des plantes ou boutures traitées. L'application de concentrations plus fortes (10^{-4} mol.) renverse la polarité et cause l'accumulation de rhizocaline à l'endroit d'application et ainsi les racines y apparaissent. »

D'après ce dernier auteur, l'auxine est spécifiquement nécessaire à la formation des racines (28); dans les plantes qui contiennent en grande quantité de la rhizocaline, l'auxine est le facteur limitant; elle entre comme un facteur indispensable dans la réaction d'activation de la rhizocaline

et de la différenciation radiculaire; c'est là son action spécifique. Une autre action de l'auxine, appliquée en quantité suffisante et en tout cas en concentrations non biologiques, est de causer une accumulation presque quantitative de la rhizocaline à l'endroit d'application du réactif, indépendamment du mouvement polaire de celle-ci dans la tige (action non spécifique).

Une conséquence de cette manière de voir est que l'application de concentrations faibles d'auxine (en dessous de 10^{-4} mol.) à la base des boutures ne peut avoir aucune action sur le transport de la rhizocaline à l'intérieur d'une tige et explique que, dans ce cas, il n'y a pas augmentation du nombre de racines. Une concentration forte, au contraire, appliquée au même endroit amène un mouvement, vers la base, de la rhizocaline et des autres métabolites de la plante.

Cette théorie récente de Went sur le *rôle non spécifique* de l'auxine dans la néoformation des racines cadre bien avec les faits acquis jusqu'à présent :

1° Action des auxines et des substances dites radicigènes comme accélérateurs métaboliques, provoquant une activation mitotique aux endroits d'application;

2° Inefficacité des auxines et des substances dites radicigènes lorsque la rhizocaline est inactive ou absente : les amas de divisions cellulaires, lorsqu'il s'en forme, restent à l'état non différencié.

Le *rôle nécessaire et spécifique* de l'auxine dans la différenciation radiculaire et sa présence obligatoire (« no auxin, no roots ») à la formation des racines, est plus difficile à admettre, surtout si l'on considère les résultats des expériences que nous avons réalisées en hiver 1938 et que nous exposons ci-après.

*
* *

Pendant un séjour que nous avons effectué à Pasadena, dans les laboratoires de F. Went (W. Kerckhoff Laborato-

ries for Biological Studies, California Institute of Technology), nous avons décidé de résoudre les points suivants :

1° Quelle est l'évolution de la teneur en auxine des hypocotyles employés pour le « root-test » que nous utilisons habituellement depuis plusieurs années (hypocotyles inanitiés de *Impatiens Balsamina L.*) ?

2° Les hypocotyles mis dans le sucre sont-ils capables de produire de l'auxine en quantité appréciable par les moyens de dosage habituels?

Dans l'exposé qui va suivre, nous avons continué l'étude du problème fondamental de la néoformation radiculaire sur hypocotyles de *Impatiens Balsamina*, préparés ainsi que nous l'avons expliqué dans de précédents travaux pour le « root-test » : dans notre premier travail (1) en 1933, nous avons expliqué les raisons qui nous avaient amené à choisir un matériel de plantules pour élucider le problème; hypocotyles et épicotyles sont aujourd'hui utilisés couramment pour les expériences sur les hormones; leur traitement pour le root-test permet d'aborder séparément l'étude des divers facteurs biologiques :

1° Facteurs de nutrition;

2° Facteurs spécifiques emmagasinés dans les graines en quantité limitée et que les feuilles vertes synthétisent à la lumière.

Technique du dosage des auxines

La technique employée est celle de Van Overbeek (29) légèrement modifiée par Van Overbeek et J. Bonner (30).

Le matériel à traiter est recouvert d'éther purissime (éther redistillé au moment de l'usage sur un mélange de $FeSO_4$, de CaO et d'eau, ceci afin de détruire toute trace de peroxyde), en chambre froide et obscure pendant 15 à 30 heures; le matériel n'est ni acidifié ni pulvérisé. L'extrait éthéré est ensuite évaporé à sec après distillation de l'éther, puis remis en dissolution dans un minimum d'éther (2-3 cc.) et versé goutte à goutte dans une quantité connue d'agar à 1,5 p. cent maintenue liquide dans un bain-

marie bouillant; lorsque le mélange est homogène, on laisse refroidir et reposer quelques heures pour obtenir une distribution uniforme de l'auxine dans l'agar. Le mélange agar-auxine est ensuite versé chaud sur une plaque métallique et découpé en blocs que l'on applique sur des coléoptiles d'*Avena* traités selon la méthode rendue classique par l'école d'Utrecht (31), les essais contrôlés sont effectués avec des blocs d'agar pur et des blocs d'agar contenant différentes concentrations d'acide indol-acétique (de 7 à 60 γ par litre).

Le contenu en auxine du végétal examiné est exprimé en équivalent d'acide indol-acétique par kilogramme frais.

Comme l'a fait remarquer Van Overbeek, la courbure des *Avena* n'est pas directement proportionnelle aux concentrations en auxine; il existe une concentration minima qui ne donne pas de courbure appréciable; c'est la concentration limite (qui varie selon les facteurs externes : chaleur, humidité, conditions de germination des *Avena*) qu'il faut déterminer à chaque essai. Au cours de nos expériences, ces concentrations limites ont varié entre 6 et 16 γ par litre.

En tenant compte de ce seuil de sensibilité des *Avena*, il apparaît que le rapport de la concentration en auxine à la courbure des *Avena* peut être exprimé par une ligne droite; le contenu en auxine, exprimé en équivalent d'acide indol-acétique par kilog. de plantes traitées (en poids frais) est donné par la formule :

$$x = \frac{(C \times I_1^{\circ} O) \times V \cdot ag}{W}$$

dans laquelle :

C : courbure moyenne des *Avena* fournie par l'extrait étudié;

I_1° : concentration d'acide indol-acétique (en γ par litre) donnant un accroissement de I° de courbure des *Avena*;

O : seuil de concentration en γ d'acide indol-acétique par litre;

V.ag. : volume d'agar dans lequel on a repris l'extrait éthéré sec du matériel étudié;

W : poids frais du matériel étudié.

Résultats expérimentaux

Nous avons étudié l'évolution des teneurs en auxine des graines, plantules et hypocotyles de *Impatiens Balsamina* employées pour notre « root-test » aux différents stades suivants :

1° Graines sèches;

2° Graines mises en eau pendant 24 heures;

3° Plantules au début de la germination lorsque la radicelle émerge de la graine (2 jours de germination);

4° Plantules de 1 à 2 cm. de long. (3 à 4 jours de germination);

5° Plantules de 2 à 3,5 cm. de long. (5 à 6 jours de germination);

6° Après 6 jours de germination, les plantules ont de 3 à 8 cm. de long et l'analyse est faite séparément sur hypocotyles et cotylédons;

7° Après 10 jours de germination, sur hypocotyles ayant 10 à 12 cm. de long;

8° Après 12 jours de germination, sur hypocotyles ayant 12 à 15 cm. de long;

9° Sur hypocotyles après 7 et 10 jours d'inanition;

10° Sur hypocotyles après 10 jours d'inanition et 3 jours dans du saccharose à 1,5 p. cent;

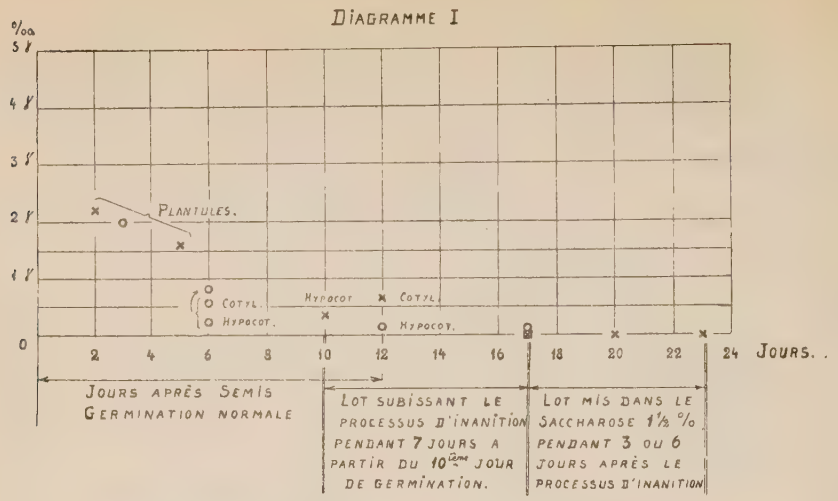
11° Après 7 jours d'inanition et 6 jours dans le saccharose à 1,5 p. cent.

Nous avons utilisé deux variétés de graines de Balsamines :

TABLEAU I

Evolution de la teneur en auxine (calculée en γ équivalents d'hétéroauxine par kg. de matière fraîche) dans les plantules entières, cotylédons et hypocotyles de *Impatiens Balsamina* L., au cours de la germination, de l'inanition et de la culture en milieu sucré. (Les contrôles d'hétéroauxine utilisés variaient de 6 à 53 γ °/₀₀.)

Imp. Balsamina Vilmorin, Paris x, *dans le diagr. I*	Teneur en auxine en γ °/₀₀	*Imp. Balsamina Torch. Pasadena* o, *dans le diagr. I*	Teneur en auxine en γ °/₀₀
Graines sèches	0	—	
Graines humides (24 heures dans eau)	0	—	
Plantules après 48 h. de germination	2,2		
		Plantules après 3 jours de germination . . . . . (1-2 cm. de long)	2
Plantules après 5 jours de germination . . . . . (2-3,5 cm. de long)	1,6		
		Plantules après 6 jours de germination. (3-8 cm. de long)	
		Cotylédons .	0,53
		Hypocotyles .	0,26
		Total . . .	0,79
Plantules après 10-12 jours de germination. (10-12 cm. de long)			
Cotylédons (12 jours) .	0,7		
Hypocotyles (10 jours) .	0,4		
		Plantules après 12 jours de germination. (12-15 cm. de long)	
		Cotylédons .	0(?)
		Hypocotyles .	0,2
		Hypocotyles après :	
		7 jours d'inanition . . .	0
		7 jours d'inanition . . .	0,1
Hypocotyles après 10 jours d'inanition	0		
Hypocotyles après 10 jours d'inanition, puis 3 jours dans saccharose 1,5 % . .	0		
		Hypocotyles après 7 jours d'inanition, puis 6 jours dans saccharose 1,5 % . .	0



Teneur en Auxine des plantules, cotylédons et hypocotyles de Impatiens Balsamina :

1° Au cours de la germination (après 2, 3, 5, 6, 10, 12 jours).
2° Après le processus d'inanition (10 jours de germination puis 7 jours d'inanition).
3° Après séjour dans sucre pendant 3 ou 6 jours (10 jours de germination puis 7 jours d'inanition enfin dans saccharose 1 $^1/_2$ %).

x, Dosages d'auxine dans la variété atropurpurea de Vilmorin.
o, Dosages d'auxine dans la variété Torch. de Pasadena.
Auxine calculée en équivalent (γ) d'acide indol-acétique par kilog. frais.

a) *Impatiens Balsamina L.* Variété atropurpurea de Vilmorin;

b) *Impatiens Balsamina L.* Variété Torch, Pasadena.

Nous donnons au tableau I les résultats obtenus.

L'examen de ce tableau et du diagramme I indique que le contenu en auxine des hypocotyles de Balsamine employés pour notre « root-test » diminue progressivement au cours de la germination à l'obscurité. Il diminue également au cours de l'inanition des hypocotyles.

Les hypocotyles inanitiés pendant 7 à 10 jours ne contiennent plus d'auxine en quantité appréciable par nos

moyens d'analyse, au moment où nous les mettons dans la solution de saccharose. Or nous savons que ces hypocotyles inanitiés mis dans du saccharose purissime à 1,5 p. cent sont capables de faire un certain nombre de racines (10-15), dont certaines s'allongent dans le liquide et d'autres restent à l'état de pointes méristématiques.

Si donc, comme le pense Went, l'auxine est spécifiquement nécessaire à la différenciation radiculaire, elle doit jouer ce rôle d'activateur de la rhizocaline à des concentrations plus basses que celles que nous avons pu enregistrer par la technique employée.

En second lieu, les hypocotyles inanitiés mis dans du sucre ne font pas la synthèse de l'auxine, du moins en quantités dosables.

La conclusion logique que l'on pourrait tirer de ces analyses est donc que l'auxine n'est pas utilisée normalement en tant que groupement réactionnel dans les processus biochimiques qui aboutissent à la différenciation radiculaire.

Les expériences de Went sur épicotyles étiolés de *Pisum* montrent cependant le rôle important joué par l'auxine comme activateur de la rhizocaline dans le phénomène de néoformation radiculaire.

Des expériences récentes de Avery (32) sur la croissance de coléoptiles excisés, en agar, contenant diverses substances montrent que la croissance des coléoptiles se continue pendant 6 jours sans aucune trace d'auxine décelable analytiquement. Cependant, comme le fait très justement remarquer Avery, « il ne fait aucun doute que les auxines soient des facteurs de croissance des coléoptiles. Il semble donc qu'il faille distinguer aujourd'hui entre facteurs nécessaires à la croissance et facteurs catalysant la croissance ».

De même, en ce qui concerne la néoformation radiculaire, pourrait-on à la suite des expériences de Went et des nôtres poser les deux hypothèses suivantes :

1° Les auxines *sont un facteur nécessaire et spécifique* de la différenciation radiculaire (F. Went) ;

2° Les auxines *ne sont pas un facteur nécessaire* à la différenciation radiculaire, mais elles peuvent la catalyser (R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand).

Dans le cas de la première hypothèse, nos expériences sur hypocotyles inanitiés qui ne contiennent plus d'auxine dosable, nous obligerait à admettre que : ou bien celle-ci se forme au fur et à mesure des besoins aux dépens d'un précurseur et entre immédiatement en action; ou bien des quantités, indosables par les moyens analytiques employés, sont suffisantes cependant pour jouer un rôle actif et spécifique dans la différenciation radiculaire à la base des hypocotyles.

On peut aussi admettre qu'un groupement réactionnel de l'auxine non identifiable par les moyens habituels est nécessaire à la rhizogénèse ou encore que, dans certains cas, la présence de l'auxine dans les extraits est masquée par un « inhibiteur » qui rend le test biologique négatif; dans ce cas, nos expériences antérieures établissant clairement que l'hétéroauxine appliquée à faibles doses n'a pas d'action sur le nombre de racines de notre « Root-test » pourrait s'expliquer par un épuisement dans les hypocotyles, de la rhizocaline qui serait ici le facteur limitant.

Dans le cas de la deuxième hypothèse, l'absence d'auxine dosable dans les hypocotyles en train de former des racines, amène la conclusion naturelle que l'auxine, aux concentrations biologiques, ne joue pas de rôle direct ni spécifique dans la rhizogénèse.

Aux concentrations fortes, non biologiques, l'hétéroauxine agit comme un activateur puissant du métabolisme, elle amène aux endroits d'application les substances de réserve et provoque dans certains tissus la formation de mitoses qui s'organisent en racines pour autant que s'y trouve le complexe substantiel, appelé rhizocaline par Bouillenne et Went en 1933.

Pour résumer le présent travail, nous dirons que nous avons obtenu avec notre « Root-Test » de *Impatiens Balsamina* des racines sur les tissus hypocotylaires ne contenant pas d'auxines dosables.

Sept.-déc. 1938.

W. Kerckhoff Laboratories for Biological Sciences
California Institute of Technology, Pasadena.

BIBLIOGRAPHIE

1. R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **71**, (1) : 44-67; 1938.
2. R. Bouillenne et F. Went, *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **43**, 1933.
3. F. Went, *Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterd.*, **32** : 35-39; 1929.
4. R. Bouillenne et H. Beltcheva, *C. R. Soc. Biol. Belg.*, **109** : 575-78; 1932.
5. Curtiss, *Cornell. Univers. Mem.*, **14**, 1918.
6. M. Popoff, *Biolog. Centralb.*, **43** : 244-268; 1923.
7. Popoff et W. Gleisberg, *Zellstim. Forschg.*, **I** : 99-116; 1924.
8. E. Kupfer, *Mem. Torrey. Bot. Club.*, **12** (3) : 195-241; 1907.
9. K. Thimmann et F. Went, *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam*, **37** : 456; 1934.
   K. Thimmann et J. B. Koepfli, *Nature*, **135** : 101; 1935.
10. F. Kögl, H. J. Haagen-Smit et Erxleben, *Z. physiol. Chem.*, **228**, 90; 1934.
11. P. W. Zimmerman et F. Wilcoxon, *Contr. Boyce. Thoms. Instit.*, **7** (3) : 209-229; 1935.
12. Cooper, *Plant. Physiol.*, **11** : 779-793; 1936.
13. M. Evenari et E. Konis, *Palest. Journ. Bot.*, **I** (1) : 13-27; 1938.
14. L. Delarge, *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **69** (1) : 29-38; 1936.
15. H. Traub, *Amer. Soc. Hort. Sci.* : 438-442; 1938.
16. A. Czaja, *Planta*, **28** (2) : 354-358; 1938.
17. Neil Stuart, *Bot. Gaz*, **100** (2) : 298-312; 1938.
18. Taylor R. Alexander, *Plant. Physiol.*, **13** (4) : 845-858; 1938.
19. D. E. Reinders, *Kon. Akad. Wetens. Amsterdam*, **41** (7) : 820-831; 1938.
20. R. Bouillenne, *Bull. Soc. Roy. Sci. Liége*, **11** : 335-344; 1937.
    Id., *Inst. Internat. Coopér. Intell., Soc. Nations*, Paris, 1938.
21. P. Prévot, *Mém. Soc. Roy. Sci. Liége*, **3** : 173-340; 1939.
    Id., *Bull. Soc. Roy. Sci. Liége*, **2** : 134; 1939.
22. F. Went, *Plant. Physiol.*, **13** : 55-80; 1938.
23. P. R. White, *Plant. Physiol.*, **12** : 793-802; 1937.
24. W. J. Robbyns et M. Bartley, *Science*, **85** : 246-47; 1937.
25. J. Bonner et F. T. Addicott, *Bot. Gaz*, **99** : 144-170; 1937.

26. J. Bonner, *Plant. Physiol.*, **13** : 865-868; 1938.
27. J. Bonner et F. T. Addicott, *Science*, **88** : 577-78; 1938.
28. F. Went, *Plant Physiol.*, **13**, 1 : 55-80, 1938.
29. J. Van Overbeek, *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **24** : 42, 1938.
30. J. Van Overbeek et J. Bonner, *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S.*, **24**: 260, 1938.
31. F. Went, *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **25** : 1-116, 1928.
32. G. S. Avery, Burkholder, P. et Creighton, H., *Am. J. Bot.*, **24**, 1937.
33. Söding, *Jahrb. Wiss. Bot.*, **84**, 4 : 637-670, 1937.

EXTRAIT DU *Bulletin de la Société royale des Sciences de Liége*,
Séance du 21 décembre 1939, n° 12.

Contribution à l'étude des facteurs organogénétiques de la néoformation des racines chez les plantes supérieures,

par J. MOUREAU.

Nous nous sommes proposé d'étudier les conditions et les facteurs qui interviennent dans les phénomènes de la rhizogénèse chez un *Coleus* hybride, var. *Triomphe de Luxembourg*, au moyen de boutures de plantes adultes.

Depuis 1890, nombreux ont été les travaux qui ont tenté de déterminer les processus physiologiques des néoformations radiculaires. Cependant, à l'heure actuelle, nos connaissances à ce sujet sont encore peu précises. Parmi les nombreuses hypothèses formulées, celle qui fait intervenir les hormones végétales a été la plus étudiée.

Les recherches s'orientèrent dans ce sens après la découverte de l'auxine par Went, en 1928, et surtout après les travaux de Bouillenne et Went en 1933, sur la rhizocaline. Cette dénomination est proposée par ces auteurs pour désigner le ou les agents formateurs des racines.

Les travaux, en 1935, de Went et de Thimann et Koepfli, semblent démontrer que la rhizocaline est identique à l'auxine. Went abandonne l'hypothèse de la rhizocaline et considère l'auxine comme la « root-forming substance ».

Bientôt on découvrit un nombre de plus en plus considérable de substances agissant comme l'auxine. Mais, d'autre part, R. Bouillenne (1937) trouve dans ses expériences de bonnes raisons de rester fidèle à sa conception de la rhizocaline : complexe *substantiel* responsable de la différenciation des cellules en voie de multiplication, vers la formation d'une structure typique d'organe. Enfin, les travaux de certains zoologistes comme Needham, Speehman, Beadle et Ephrussi attirent l'attention des botanistes sur les organisateurs animaux. On en revient petit à petit à l'idée qu'il existe chez les plantes comme chez les animaux des substances spécifiques dont le rôle serait d'orienter la différenciation cellulaire vers la formation d'organes bien déterminés.

Selon R. Bouillenne (1938), il convient de distinguer dans la question de la rhizogénèse, d'abord les phénomènes qui, en un endroit donné, déclenchent le réveil mitotique d'un tissu; ensuite les phénomènes qui déterminent, parmi les nouvelles cellules formées, une différenciation aboutissant à la constitu-

tion de structures typiques d'un organe : racines-bourgeons-fleurs. La rhizocaline fonctionnerait comme un organisateur des structures radiculaires.

Pendant que nous poursuivions nos recherches parurent trois publications, une de Cooper et deux de Went, où les auteurs rapportent avoir mis en évidence l'existence d'un facteur interne, d'une substance, nécessaire à la formation des racines. Cette substance, qui n'est pas l'auxine, n'est, en somme, rien d'autre que la rhizocaline postulée par Bouillenne et Went en 1933.

Il est incontestable que l'hétéroauxine appliquée sur les tissus de certaines plantes provoque une prolifération remarquable de racines. Cependant, R. et M. Bouillenne, 1939, ont montré que des « root-test » d'*Impatiens Balsamina* ne produisent pas plus de racines après traitement à l'hétéroauxine que sans, et que d'autre part ils obtiennent des racines sur des tissus qui ne contiennent à l'analyse aucune trace d'auxine. Dans ces conditions, il nous paraît que les auxines en général ne sont pas indispensables à la formation des racines.

Dès lors, le point central du problème à résoudre est de savoir quels sont les rôles respectifs des auxines et de la rhizocaline dans les phénomènes de la rhizogenèse.

Nous avons volontairement choisi comme matériel une plante qui sert, dans certains laboratoires allemands et américains, à démontrer le rôle direct de l'auxine dans l'organogénèse radiculaire : *Coleus* hybride, var. *Triomphe de Luxembourg*. Cette plante produit spontanément et très facilement des racines. Aussi, lorsqu'on dit que l'auxine fait apparaître de nombreuses racines sur *Coleus*, on indique simplement, à notre avis, que ce phénomène *naturel* est *hâté* ou *intensifié* par l'hétéroauxine.

Nous avons choisi ce matériel avec l'intention de découvrir, avec certitude, si l'action de l'hétéroauxine sur *Coleus* est illimitée et continue, et dans ce cas on pourra affirmer que l'auxine est le facteur organogénétique des racines ou si, au contraire, son action n'est positive que dans la mesure où il existe dans la plante un autre facteur qui conditionne l'organogenèse. Dans ce dernier cas on devra conclure que l'*auxine n'est pas le seul facteur* déterminant dans la néoformation radiculaire.

Notre recherche comprend deux parties. Dans la partie anatomique nous faisons l'étude approfondie des tissus de la tige et de leur évolution normale ainsi que des modifications produites dans ces tissus par un traitement à l'hétéroauxine. Cette

partie nous fournit une base suffisante pour organiser les expériences physiologiques qui constituent la deuxième partie de ce travail. Elle sera publiée prochainement.

Nous avons utilisé dans nos recherches des boutures de *Coleus* hybride, var. *Triomphe de Luxembourg* issues de quatre plantes adultes cultivées en pots.

Chacune de nos boutures comprend six éléments de tige. Chaque élément comporte une paire de feuilles et l'entrenœud qui s'étend jusqu'au nœud immédiatement inférieur. La portion terminale de la tige, comprenant les tissus méristématiques (bourgeon terminal) et les tissus en voie d'élongation active (jeunes feuilles et jeunes entrenœuds), est considérée comme ne constituant qu'un seul élément. La numérotation des éléments se fait de haut en bas. Elle correspond, en somme, à l'évolution normale des tissus de la tige. Cette manière de faire introduit dans nos recherches la notion des stades de développement, notion à laquelle de nombreux auteurs attachent une grande importance (Bouillenne et Demaret, 1935).

Les boutures sont cultivées dans une couche fermée de la serre de physiologie de l'Institut de Botanique, en lumière solaire, dans des conditions à peu près constantes de température (28 à 30° C.) et d'humidité de l'air (90 %).

Dans ces conditions :

1° Pendant le premier mois de culture le développement de la plante est le même, quel que soit le substrat;

2° Il faut environ quinze jours pour qu'il se forme un nouvel élément de tige;

3° Les racines apparaissent spontanément sur la tige, dans le sol comme au-dessus du sol, le long des arêtes ou bien au milieu des faces, immédiatement sous l'insertion d'une feuille;

4° Il ne se forme jamais de racines sur le premier élément dont les tissus s'allongent activement, ni sur le deuxième où cette élongation n'est pas encore terminée.

L'apparition des racines est donc en relation :

1° Avec les feuilles;

2° Avec l'état du développement des tissus de la tige.

Il s'agit dès lors de déterminer :

1° Quels sont les rapports de la feuille avec la tige?

2° A partir de quels tissus se forment les racines?

3° A quel stade de développement de la tige coïncide l'apparition normale des racines sur celle-ci?

La tige de *Coleus* possède aux angles quatre cordons vascu-

laires formés de trois faisceaux, un petit flanqué de deux gros. Les deux gros sont d'origine foliaire et constitués par la soudure d'un latéral et d'un intermédiaire. Le petit est un sympodaire. Au milieu de chacune des faces de la tige on distingue un petit faisceau constitué par un médian foliaire.

Les racines se forment uniquement au voisinage des faisceaux foliaires. Elles naissent de certaines cellules du phloème, des tissus qui donneront naissance aux rayons médullaires du parenchyme en contact étroit avec ces faisceaux. Dans le troisième élément, il se produit spontanément des divisions dans certaines cellules des rayons médullaires. Les divisions s'étendent aux cellules voisines du phloème et du parenchyme cortical. Le phénomène est peu fréquent chez les plantes normales. Ces multiplications aboutissent à la formation de masses cellulaires qui généralement se différencient en un parenchyme typique. Certaines de ces masses peuvent cependant évoluer plus ou moins rapidement vers la formation de primordiums radiculaires. Nous préciserons plus loin dans quelles conditions cette organisation se produit.

L'étude anatomique des différents éléments de la tige nous montre que la possibilité de la formation de racines coïncide avec l'apparition d'un stade de développement bien défini du cambium interfasciculaire. Ce stade est réalisé normalement dans le troisième élément de tige et est caractérisé par le début des activités génératrices de ce tissu. Avant ce stade aucune racine ne se forme. Dès qu'il est atteint ou dépassé des racines peuvent se former (voir fig. 1 et 2).

C'est, à notre connaissance, la première fois qu'est précisée la dépendance de la rhizogenèse par rapport à un stade de développement bien défini d'un tissu normal. Cette observation présente une grande importance, car elle nous permettra d'apporter une interprétation du rôle joué par l'hétéroauxine dans la formation des racines.

*
* *

Voyons maintenant quelles sont les modifications que produit sur les tissus du deuxième élément un traitement à l'hétéroauxine à forte concentration.

Nous avons appliqué sous l'insertion des feuilles du deuxième élément d'une série de boutures, un anneau de pâte à la lanoline contenant 3 % d'hétéroauxine. Nous suivons donc la technique rendue classique par Laibach.

A partir du troisième jour de traitement nous prélevons, de jour en jour, dans le deuxième élément, une série de coupes microscopiques. Nous comparons à ces coupes celles que nous faisons au même niveau dans le deuxième élément de boutures

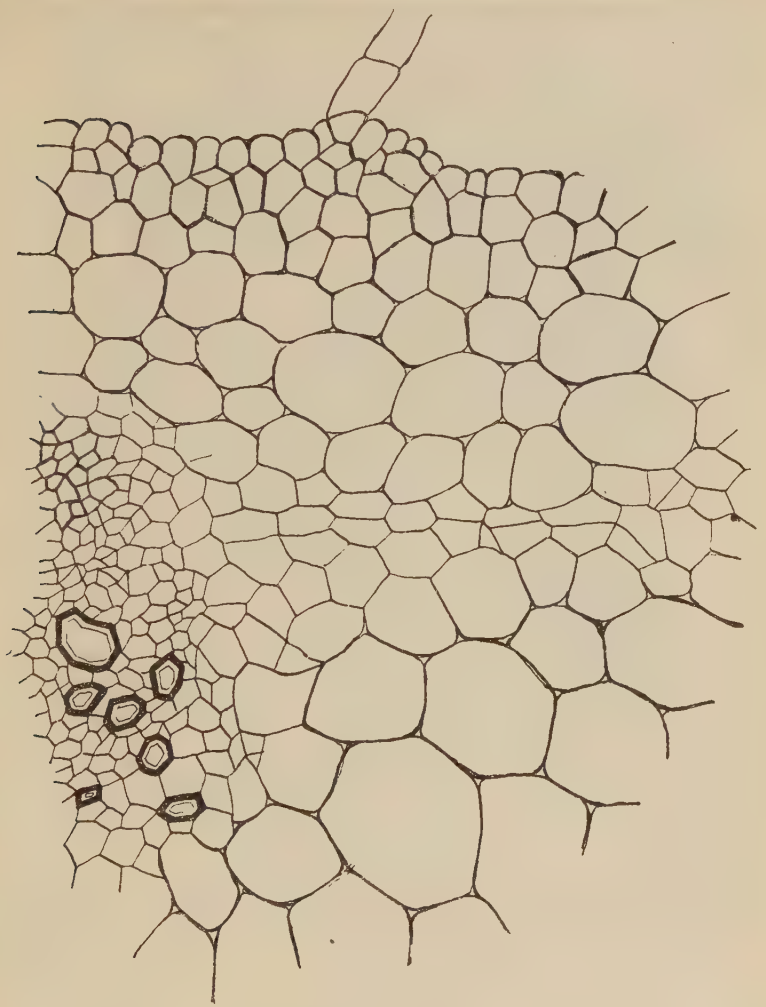


FIG. 1.

Coupe transversale dans le troisième élément de la tige de *Coleus*. Le cambium interfasciculaire est en voie de formation. Il est déja bien caractérisé, bien que peu développé.

de même âge, non traitées, mais cultivées dans les mêmes conditions.

Les éléments non traités présentent les caractéristiques d'un

élément normal : le cambium interfasciculaire est en voie de formation.

Dans les éléments traités, après trois jours, l'anneau de cambium est formé, les mitoses sont nombreuses, particulièrement au voisinage des faisceaux, au sein des parenchymes. L'activité génératrice du cambium commence à se manifester. Les tissus

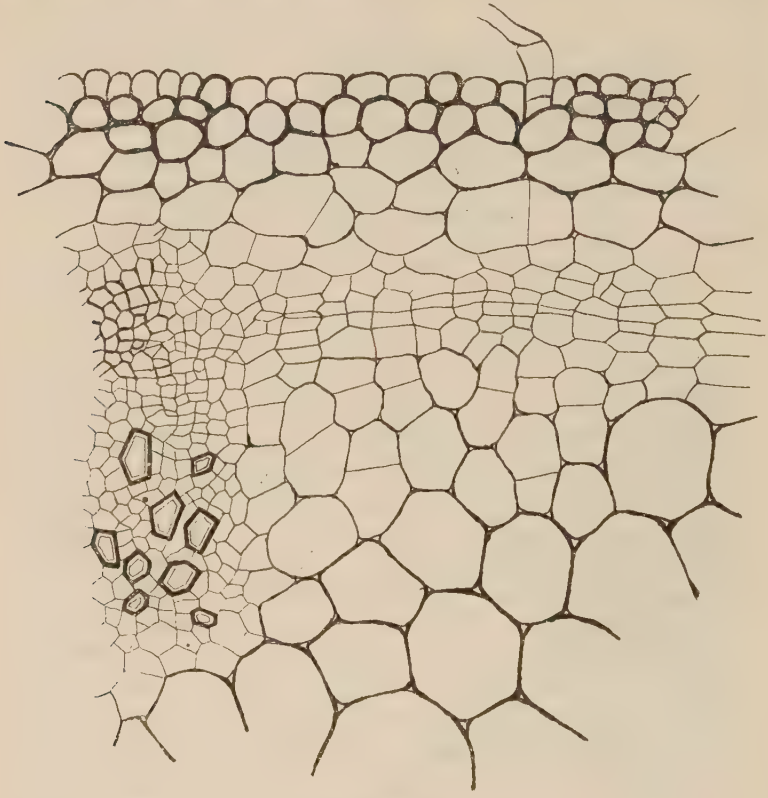


FIG. 2.

Coupe transversale dans le haut du quatrième élément de la tige de *Coleus*. Le cambium au sein du faisceau vasculaire montre qu'il est entré en activité. Dentéroxylème et dentérophloème se forment. On remarque, à ce niveau, un stade plus avancé que dans la figure 1 du cambium interfasciculaire.

du deuxième élément traité présentent les caractéristiques que nous avons décrites plus haut dans un troisième élément normal. Dans les témoins, ce stade de développement n'est atteint que douze jours plus tard (voir fig. 3, 4 et 5).

De plus, un phénomène qui se produit dans les tissus du troisième élément d'une plante non traitée à l'hétéroauxine et

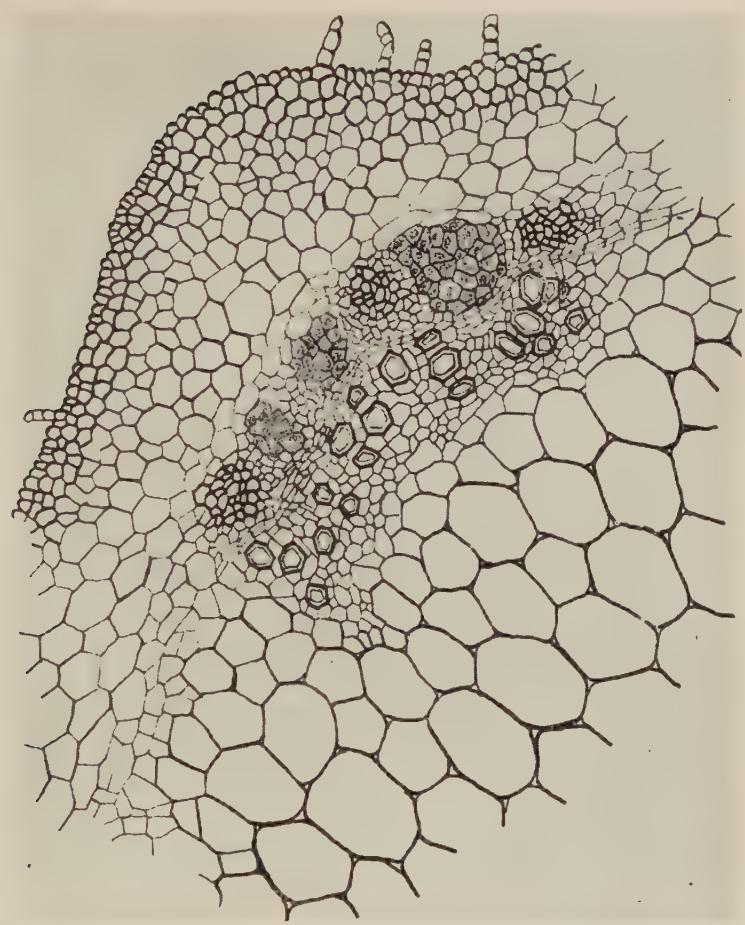


Fig. 3.

Coupe transversale dans le deuxième élément de la tige de *Coleus*. Un angle de cette tige, après 3 jours de traitement à l'hétéroauxine à 3 % sous forme de pâte à la lanoline. On remarque trois massifs cellulaires d'aspect méristématique au contact du cambium et du phloème des faisceaux.

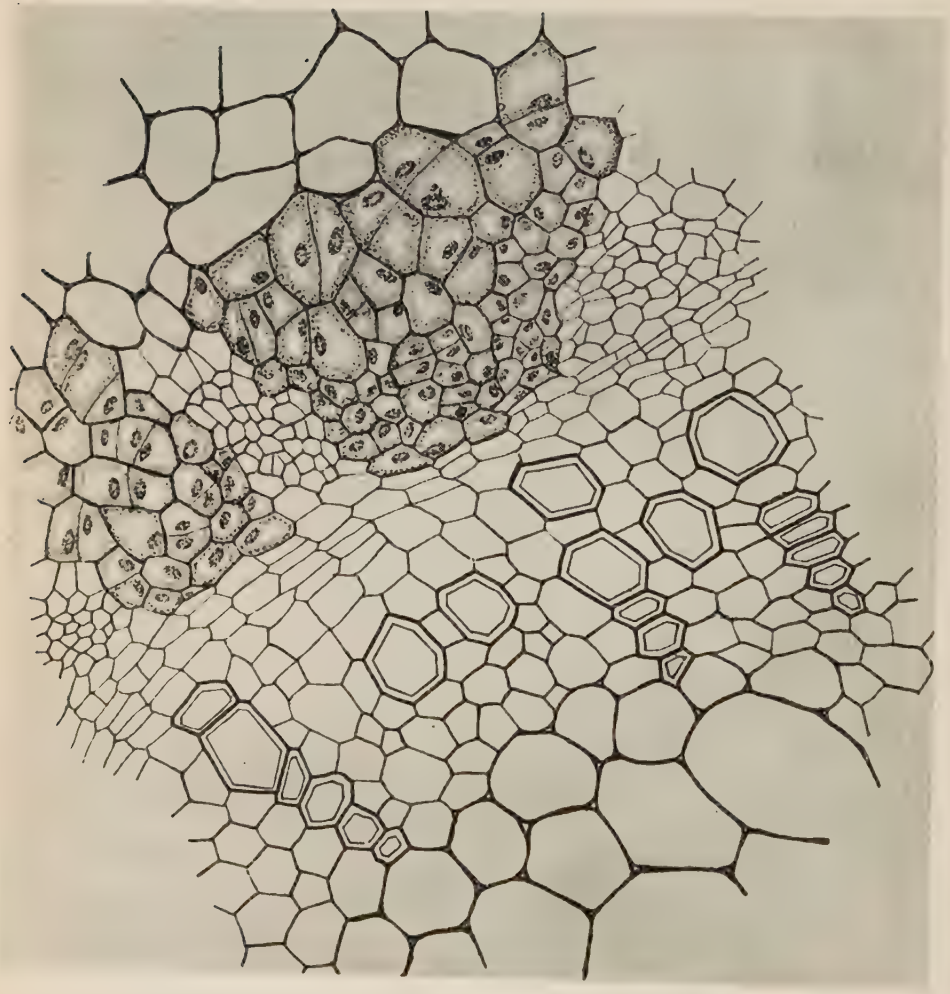


FIG. 5

Stade plus avancé dans l'évolution des masses cellulaires de la figure 3
Coupe faite après 5 jours de traitement à l'hétéroauxine
(pâte de lanoline à 3 %).

qui y passe souvent inaperçu parce qu'il est peu fréquent, acquiert, dans le deuxième élément traité, un développement considérable. Quelques cellules des rayons médullaires en contact avec le cambium et le phloème se divisent activement. Il se forme des masses plus ou moins volumineuses dont le contenu cellulaire est dense et réfringent (voir fig. 3, 4 et 5).

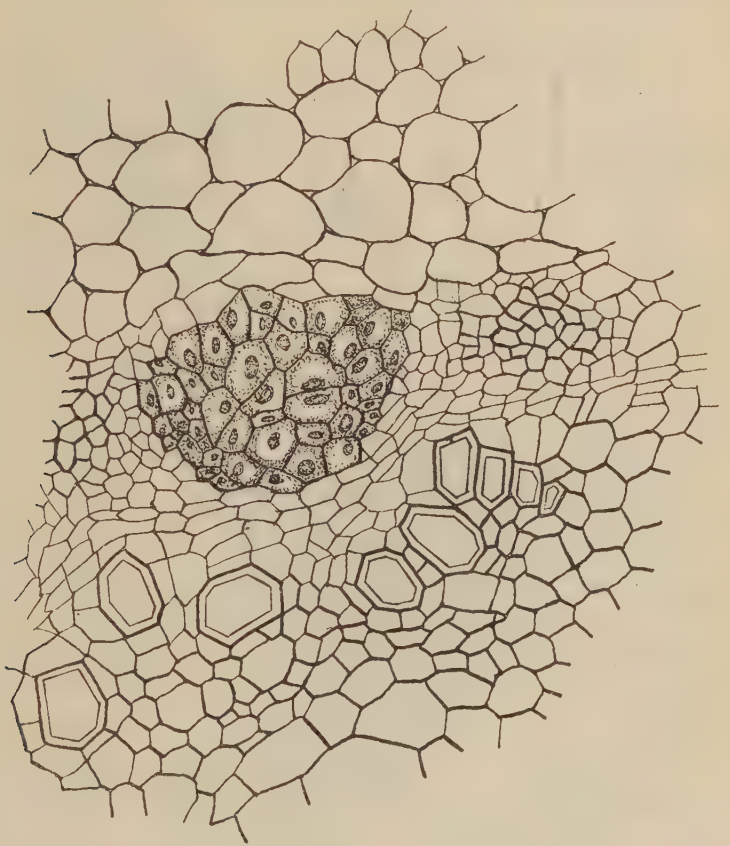


FIG. 4.

Coupe transversale dans le deuxième élément de la tige de *Coleus*, après 3 jours de traitement à l'hétéroauxine (pâte de lanoline à 3 %). Une des masses cellulaires de la figure 3 à un plus fort grossissement. Cette masse est en voie de division.

A ce stade, rien dans l'aspect et la position des masses par rapport aux faisceaux ne permet de préciser si nous sommes en présence d'une ébauche d'organe ou d'une simple prolifération cellulaire. Ces masses ne poursuivent d'ailleurs pas toutes le même développement.

Dans certaines d'entre elles l'activité mitotique cesse bientôt, les cellules augmentent de volume et perdent leur réfringence. Elles finissent par se confondre avec celles du parenchyme voisin.

Dans d'autres, particulièrement celles qui se sont formées au contact des feuilles de l'élément lui-même, les activités mito-

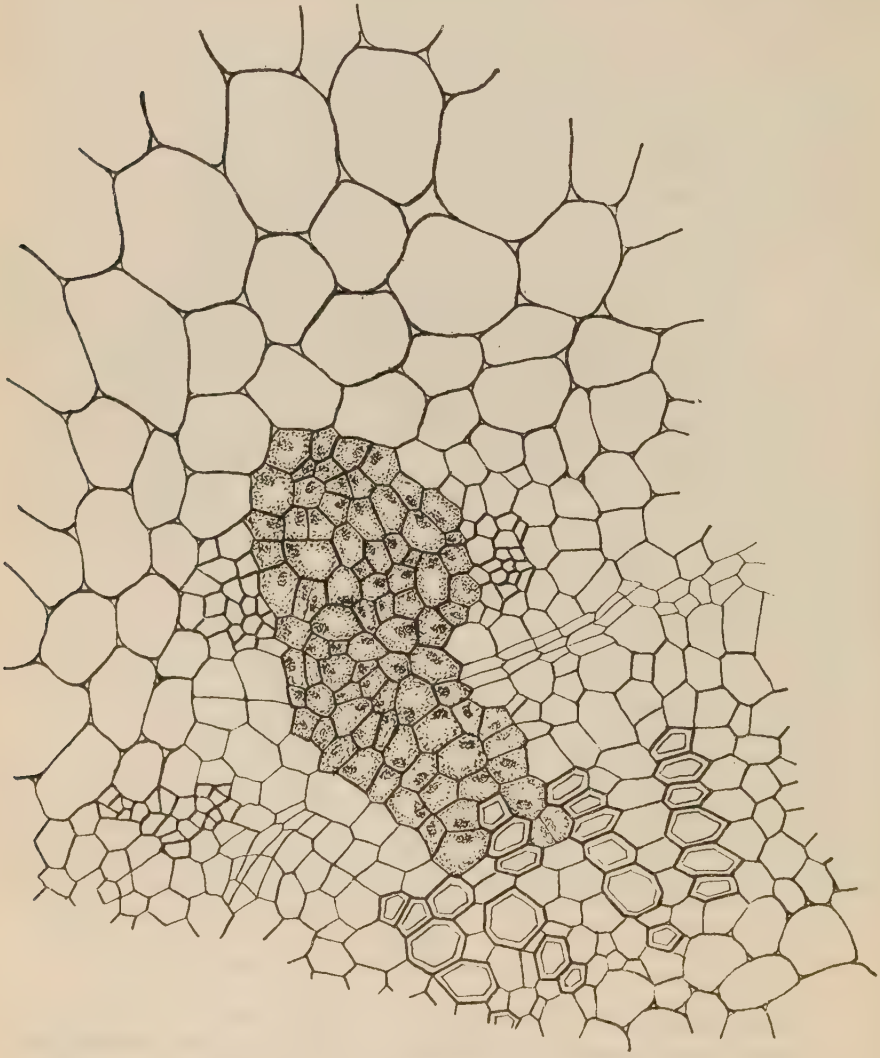


Fig. 6.
Coupe transversale dans le deuxième élément de la tige de *Coleus*, après 8 jours de traitement à l'hétéroauxine (pâte de lanoline à 3 %). Cette masse évolue vers la constitution d'un primordium radiculaire.

tiques s'intensifient. Les masses s'allongent radialement et prennent la forme d'un cône. Seules les cellules du sommet du cône continuent à se diviser activement. Les autres s'allongent et ne tardent pas à se différencier en éléments parenchymateux,

Fig. 7.

Coupe transversale dans la base du deuxième élément de la tige de *Coleus*, après 15 jours de traitement à l'hétéroauxine (pâte de lanoline à 3 %). La masse cellulaire est clairement différenciée en une racine.

libériens ou ligneux. Il s'agit bien clairement d'un primordium radiculaire. Plus tard ce primordium fera saillie à la surface de la tige et constituera une racine adventive typique (voir fig. 6 et 7).

Enfin, dans certaines de ces masses cellulaires l'activité mitotique diminue sans cesser complètement. Les cellules gardent leur réfringence et ce n'est parfois qu'un mois plus tard qu'elles évoluent, soit en éléments parenchymateux, soit vers la formation d'une structure de racine. C'est la démonstration formelle des deux étapes de la rhizogenèse postulée plus haut :

1° Divisions cellulaires;
2° Organisation de structures.

Ainsi, l'hétéroauxine, appliquée à forte concentration sur le deuxième élément d'une bouture de *Coleus* hybride, provoque, après trois jours, la réalisation d'un stade de développement du cambium qui ne s'observe que dans le troisième élément d'une bouture non traitée. Le deuxième élément est en avance de douze jours sur son évolution anatomique normale. De plus, l'hétéroauxine provoque la formation prématurée et en plus grand nombre que chez les témoins, de masses cellulaires d'aspect méristématique. Certaines de ces masses s'organisent en primordiums radiculaires. Les autres, malgré la présence d'un excès d'hétéroauxine, se différencient en éléments parenchymateux ou cessent momentanément d'évoluer, soit dans un sens, soit dans l'autre. Bien mieux, il arrive que certaines d'entre elles, après quinze jours ou un mois de traitement, manifestent de nouveau une activité mitotique intense et s'organisent en primordiums radiculaires.

Or, l'hétéroauxine en pâte à la lanoline, après quinze jours d'exposition à l'air et à la lumière, est, sinon complètement détruite, du moins suffisamment oxydée pour qu'on puisse considérer comme nulle son action sur les tissus. (Laibach, 1935).

Les conclusions de notre étude anatomique sont donc claires :

L'hétéroauxine à forte concentration hâte l'évolution du cambium et augmente considérablement son activité génératrice. Elle fonctionne donc bien comme le « cambial growth stimulus » démontré par Snow.

L'hypothèse de travail que l'on tire immédiatement de pareils résultats est qu'il existe chez les plantes comme chez les animaux un ou plusieurs facteurs encore inconnus, dont le rôle est d'orienter la différenciation cellulaire vers la formation d'un organe à structure déterminée. L'absence ou l'épuisement de ce facteur dans un organe se traduirait par la formation d'une masse parenchymateuse ou par le fait qu'un cal ne s'organiserait pas en structure différenciée. Ce défaut d'organisation

fut observé par Delarge sur *Crinum* (1935) et par R.-M. Bouillenne sur les hypocotyles inanitiés d'*Impatiens Balsamina* en 1938.

Institut de Botanique de l'Université de Liége,
Laboratoire de Physiologie végétale.

BIBLIOGRAPHIE.

Beadle, G. W. and Ephrussi, *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.*, **22**, 9, 536, 1936.

R. Bouillenne et F. Went, *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **43**, 1933.

R. Bouillenne et F. Demaret, *Ann. Physiologie France*, **11**, n° 5, 1935.

R. Bouillenne, *Bull. Soc. roy. Sc. Liége*, **11**, 334-344, 1937.

R. et M. Bouillenne, *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **71**, 1, 43-67, 1938.

R. et M. Bouillenne, *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, 1939.

Cooper, W. C., *Bot. Gaz.*, **99**, 3, 599-615, 1938.

Delarge, L., *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **69**, 1, 29-38, 1936.

Laibach, L., *Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **51**, 386-392, 1933.

Needham, D. N. and Waddington, *Proc. Roy. Soc. Bot.*, **117**, 310-317, 1935.

Snow, R., *New Phyt.*, **32**, 288-296, 1933; **34**, 347-360, 1935.

Speehman, *Natur. Wissenschaft*, **15** (48/49), 946-951, 1927.

Thimann, K. et Koepli, J. B., *Nature*, **135**, 101, 1935.

F. Went, *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **25**, 1-116, 1928.

F. Went, *Proc. 6th. Intern. Bot. Congr.*, **2**, 267-269, 1935.

F. Went, *Amer. Journal of Bot.*, **25**, 1, 44-45, 1938.

F. Went, *Plant. Physiol.*, **13**, 55-80, 1938.

M. HAYEZ, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, rue de Louvain, 112, Bruxelles.
(Domicile légal : rue de la Chancellerie, 4)

Extrait du *Bulletin de la Société royale des Sciences de Liége.*
Séance du 22 février 1940, n° 2.

Étude de l'action de l'hétéroauxine sur la rhizogénèse chez « Coleus » en rapport avec le nombre des feuilles et l'action de la lumière (*),

par J. MOUREAU, Docteur en Sciences (Botanique).

Dans une note (1) consacrée à l'étude des effets de l'hétéroauxine sur la structure des tiges de *Coleus* hybrides, var. *Triumphe de Luxembourg*, nous avons montré que les proliférations tissulaires provoquées par l'action de l'hétéroauxine ne s'orientent pas nécessairement en structure de racines néoformées, et nous avons été amené à postuler l'existence préalable dans certains tissus de facteurs spéciaux indispensables à la différenciation de ceux-ci en racine.

Que sont ces facteurs, que nous appellerons provisoirement organisateurs de structure, nous attachant ici, comme précédemment, au problème de l'organogénèse radiculaire?

1° Ces facteurs sont-ils un constituant normal du protoplasme de certaines cellules?

2° Appartiennent-ils à la catégorie des micro-réserves (vitamines-hormones) fabriquées par les plantes en certains endroits et susceptibles de circuler?

Dans ce cas, quel est l'organe qui les produit et quelles sont les conditions qui interviennent dans leur élaboration?

Nous prélevons sur les plantes mères standardisées des pousses comprenant six éléments. Nous leur faisons subir le traitement suivant (voir fig. 1 et 2) :

1° Ablation du premier élément;

2° Ablation de tous les bourgeons axillaires;

3° Ablation de toutes les feuilles, sauf la paire du 2° élément.

Ces pousses, toutes pareilles, sont plantées dans du sable du Rhin soigneusement lavé à l'acide chlorhydrique, puis rincé à l'eau distillée. Elles sont cultivées sous des conditions aussi

(*) Les résultats de cette note, obtenus en 1938, ont été exposés au cours d'une conférence sur les Phytohormones donnée par M. le Prof[r] R. Bouillenne au Congrès de l'Association française pour l'Avancement des Sciences, Liége, juillet 1939.

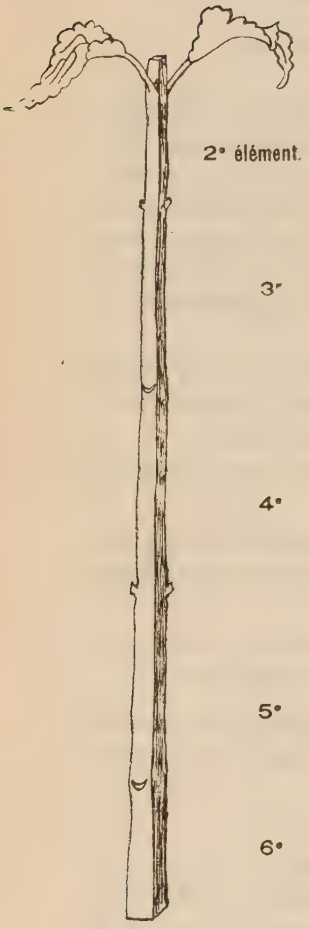


Fig. 2.

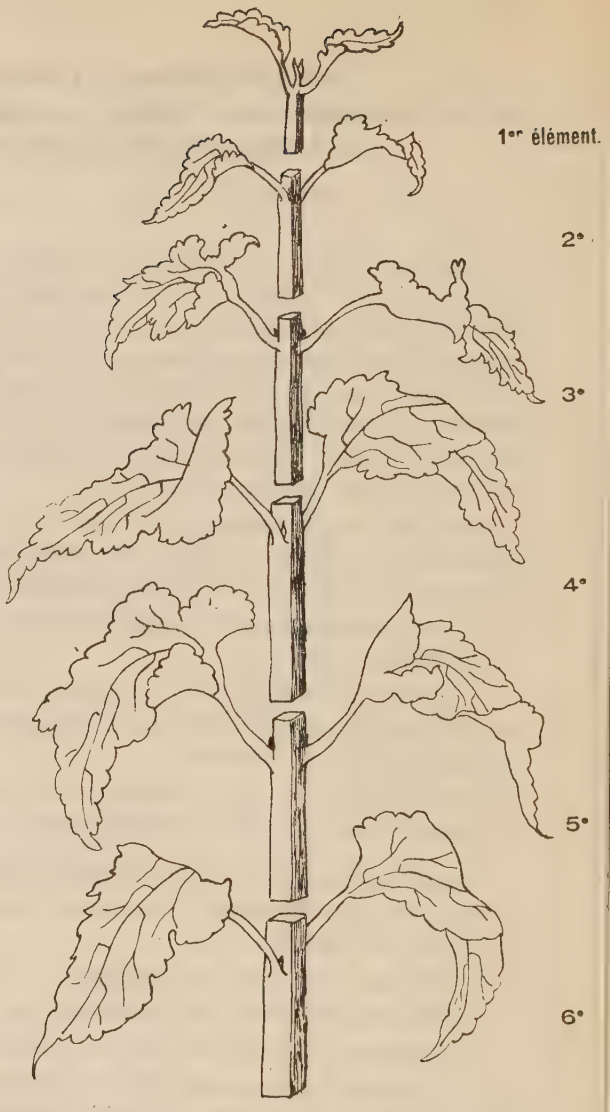


Fig. 1.

Fig. 1. — Partie de la tige de *Coleus* servant aux diverses expériences et comportant 6 éléments délimités comme ci-dessus.

Fig. 2. — Boutures préparées comprenant 6 éléments et 2 feuilles sur 2e élément.

constantes que possible de température (28 à 30° C.) et d'humidité de l'air (90 %).

Elles ne sont utilisées pour nos expériences que six jours plus tard, alors qu'elles sont déjà enracinées et que leur équilibre métabolique s'est rétabli.

INFLUENCE DU NOMBRE DES FEUILLES.

Cette première expérience est réalisée à la lumière solaire dans une couche spécialement aménagée dans la serre de Physiologie.

Nous rechercherons d'abord quelle est l'influence du nombre de feuilles dans la néoformation des racines.

Afin de faire, dans le rôle des feuilles, la part qui revient à la photosynthèse des carbohydrates et celle qui pourrait être due à d'autres facteurs, nous administrons à certaines plantes qui n'ont qu'une feuille ou n'en possèdent plus du tout, une solution de saccharose purissime à 1,5 %. Ce traitement se fait par la section du pétiole de l'une ou des deux feuilles du 2e élément au moyen d'un dispositif que nous avons mis au point.

La pâte d'hétéroauxine (3 % dans lanoline) est appliquée en anneau pour éviter l'épinastie des tiges, sur le 2e élément, à 3 mm. environ sous l'insertion des feuilles. Nous renvoyons à l'article précédent pour les modifications anatomiques qui résultent de l'action de l'hétéroauxine sur le 2e élément (1).

Nous organisons diverses séries de boutures traitées à l'hétéroauxine :

1° 9 plantes conservant deux feuilles;

2° 9 plantes conservant une feuille;

3° 6 plantes sans feuille;

4° 9 plantes portant une feuille et recevant du saccharose purissime à 1,5 % par la section du pétiole de l'autre (voir fig. 6);

5° 9 plantes démunies de feuilles, mais recevant du saccharose par la section du pétiole des deux feuilles du 2e élément.

Chaque série compte trois témoins recevant sur le 2e élément un anneau de pâte à la lanoline + H_2O.

Dans ces conditions, à la fin de l'expérience, les témoins n'ont pas formé de racine ni sur le 2e, ni sur le 3e élément de tige.

Les plantes traitées nous donnent les résultats exposés au tableau I.

TABLEAU I.

Action de l'hétéroauxine (pâte à 3 %) sur le nombre de racines produit par le 2e élément par rapport au nombre de feuilles avec ou sans addition de saccharose purissime 1,5 %.

Série.	Boutures standardisées de 6 éléments de tige munies de :	NOMBRE DE RACINES.					
		Témoins.	Après 9 jours.	Témoins.	Après 14 jours.	Témoins.	Après 21 jours.
I.	2 feuilles, moyenne sur 9.	0	55 { 49 / 64 }	0	68 { 49 / 79 }	0	**87** ±6,2 { 65 / 115 }
II.	1 feuille, moyenne sur 9.	0	52 { 40 / 65 }	0	59 { 43 / 74 }	0	**66** ±5,2 { 43 / 83 }
III.	0 feuille, moyenne sur 3. (3 plantes †.)	0	49 { 47 / 50 }	0	50 { 47 / 50 }	0	**54** ±3 { 47 / 59 }
IV.	1 feuille + saccharose 1,5%, moyenne sur 9.	0	64 { 57 / 71 }	0	80 { 70 / 94 }	0	**97** ±7,4 { 79 / 119 }
V.	0 feuille + saccharose 1,5%, moyenne sur 5. (4 plantes †.)	0	56 { 49 / 63 }	0	68 { 59 / 77 }	0	**72** ±3 { 59 / 82 }

(Les chiffres compris dans les accolades concernent les nombres minimum et maximum de racines.)

Cette expérience nous montre que le nombre de racines formées par l'action de l'hétéroauxine sur le 2e élément d'une bouture enracinée dépend du nombre de feuilles présentes sur la tige et d'un appoint de saccharose.

Le rôle du nombre des feuilles est démontré clairement après 21 jours par les résultats (2 feuilles = 87 racines) (1 feuille = 66 racines) et (0 feuille = 54 racines) (fig. 3, 4, 5).

Cependant, après 9 jours, on observe déjà un assez grand nombre de racines dans ces trois cas précités. Ce qui est important, à notre avis, c'est que les racines sont à peu près également nombreuses (2 feuilles = 55 racines) (1 feuille = 52 racines) et (0 feuille = 49 racines).

Donc, au début de l'expérience, le nombre des feuilles laissées

Photo R. Sauveur.

FIG. 3. — Plante de *Coleus* ayant conservé les deux feuilles de l'élément 2, traitée à l'hétéroauxine sur cet élément; 87 racines en fin d'expérience.

Photo R. Sauveur.

FIG. 4. — Plante de *Coleus* ayant conservé une seule feuille de la paire de l'élément 2, traitée à l'hétéroauxine; 66 racines en fin d'expérience.

Expériences du 21 mars 1938. Photographies du 1 avril 1938.

Photo R. Sauveur.

FIG. 6. — Plante de *Coleus* ayant conservé une seule feuille de la paire de l'élément 2. La feuille supprimée est remplacée par un dispositif laissant diffuser par le pétiole une solution de saccharose purissime à 1 $\frac{1}{2}$ ‰.

Photo R. Sauveur.

FIG. 5. — Plante de *Coleus* n'ayant conservé aucune feuille, traitée à l'hétéroauxine; 55 racines en fin d'expérience.

Photo R. Sauveur.

FIG. 7. — Plante traitée comme figure 6, où chacune des deux feuilles est remplacée par un dispositif diffusant du saccharose dans la tige.

Expériences du 21 mars 1938.
Photographies du 1 avril 1938.

sur la tige n'a pas d'influence appréciable sur le nombre de racines; en d'autres termes, l'action de l'hétéroauxine est très approximativement la même partout. Mais après 9 jours, d'un côté le nombre des racines n'augmente plus sensiblement dans la série sans feuille; de l'autre, cette augmentation est nette dans les deux autres séries et se marque à l'avantage de la série à deux feuilles, qui, au 21e jour, a produit en moyenne 21 racines de plus que la série à une seule feuille et celle-ci 12 de plus que la série sans feuille.

L'explication de ce comportement est simple.

Pendant les 9 premiers jours les plantes de chacune des séries utilisent, sous l'action de l'hétéroauxine, le bagage des diverses substances que contenaient les tiges au départ de l'expérience. Ces boutures standardisées ont au début approximativement les mêmes quantités de substances actives dans la rhizogénèse. Mais *dès que ces substances ont été utilisées, la tige réagit à l'hétéroauxine au prorata de ce qu'elle reçoit des feuilles.*

Ces substances peuvent être de deux sortes : ou bien nutritives, ou bien organogénétiques.

A ce point de vue examinons le rôle du saccharose.

Les séries IV (1 feuille) et V (0 feuille) reçoivent un excès de saccharose purissime à 1,5 % (fig. 6 et 7) par la section du pétiole de l'une ou des deux feuilles du 2e élément.

Le saccharose augmente considérablement le nombre des racines formées dans ces deux dernières séries. Le tableau I le montre. Ce nombre est dès le début plus grand que dans les séries correspondantes qui ne reçoivent pas de saccharose.

Le saccharose permet aux boutures de séries comparables quant au nombre de feuilles, de produire un nombre de racines plus grand que celui qu'elles sont capables de former sans traitement avec sucre. Ainsi après 21 jours, les boutures sans feuille manifestent : sans sucre : 54 racines; avec sucre : 72 racines, ce qui fait que le saccharose est responsable de 18 racines.

Après 21 jours, les boutures avec feuilles manifestent : sans sucre : 66 racines; avec sucre : 97 racines, ce qui fait que le saccharose est responsable de 31 racines.

Nous constatons cependant que le saccharose est plus effectif dans le cas de la présence d'une feuille d'une quantité équivalente à $31 - 18 = 13$ racines en moyenne.

Si maintenant nous comparons les plantes de la série IV munies d'une feuille et de saccharose et celles de la série V sans feuille avec saccharose, nous constatons que la présence d'une

feuille provoque par rapport aux plantes sans feuille un supplément de 25 racines.

Ce supplément de 25 racines obtenu avec sucre est à mettre en parallèle avec l'expérience sans saccharose, où nous avons vu que la présence d'une feuille donne 12 racines de plus que sans feuille.

Le saccharose doit être tenu responsable de la formation de 25 — 12 = 13 racines en moyenne de plus que lorsque la tige n'en a pas un excès à sa disposition, mais à condition qu'une feuille soit présente.

Qu'il s'agisse des expériences avec sucre ou sans sucre, la présence d'une feuille marque son influence. Il est clair que le saccharose en excès n'a pas la même action quantitative sur le nombre des racines lorsque les boutures sont munies d'une feuille ou en sont dépourvues.

TABLEAU II.

Comparaison des résultats moyens après 21 jours.

1 FEUILLE avec saccharose : 97 racines (±7,4).	1 FEUILLE sans saccharose : 66 racines (±5,2).	Effectivité du saccharose en présence d'une feuille. 97 — 66 = 31 racines.
0 FEUILLE avec saccharose : 72 racines (±3).	0 FEUILLE sans saccharose : 54 racines (±3).	Effectivité du saccharose en l'absence de feuille. 72 — 54 = 18 racines.
Effectivité d'une feuille en présence de saccharose : 25 racines.	Effectivité d'une feuille sans appoint de saccharose : 12 racines.	Supplément de racines dû à l'action simultanée du saccharose et d'une feuille : 13 racines.

A notre avis, au départ, le sucre est un facteur limitant dans les boutures [R. BOUILLENNE et WENT, 1933 (2)]. Donné en excès, il met en évidence les potentiabilités radiculaires propres à chaque série de boutures, mais il ne cache pas le rôle de la feuille. Il agit en quelque sorte comme un révélateur de ce que l'unique feuille expérimentalement laissée apporte au 2e élément comme possibilité de rhizogénèse, possibilité qu'il ne met pas en évidence, toutes autres conditions étant pareilles, lorsque la feuille est absente.

Nous pouvons donc conclure que, *en présence d'une même quantité d'hétéroauxine*, le nombre des racines formées sur le

2e élément d'une bouture *cultivée à la lumière* est fonction du nombre de feuilles présentes sur la tige et d'un appoint de saccharose. L'influence de la feuille reste évidente, même si les boutures reçoivent ce supplément de saccharose.

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE.

Dans une deuxième expérience, nous étudierons le rôle de la lumière.

Les pousses sont toutes préparées de manière qu'elles ne portent plus que les deux feuilles du 2e élément. Elles sont ensuite plantées dans du sable et placées à l'obscurité complète. Elles sont laissées ainsi pendant 12 jours; elles bouturent. Pendant ce temps, elles subissent un processus d'inanition au cours duquel elles épuisent à peu près complètement le bagage complexe des réserves qu'elles avaient accumulées pendant leur croissance à la lumière, et dont elles contenaient toutes au moment de leur préparation, une quantité à peu près pareille.

Au cours des quatre derniers jours de leur séjour à l'obscurité, les boutures enracinées reçoivent par la section du pétiole d'une des feuilles du 3e élément une solution de saccharose purissime à 1,5 %, comme pour les figures 6 et 7.

Le 12e jour, les boutures sont traitées comme précédemment au niveau du 2e élément par une pâte d'hétéroauxine à 3 % dans de la lanoline. Une série est placée à la lumière solaire, l'autre est maintenue à l'obscurité.

Deux séries de boutures témoins sont laissées l'une à la lumière et l'autre à l'obscurité. En l'absence du traitement à l'hétéroauxine aucune racine n'apparaît sur le 2e élément.

L'hétéroauxine déclanche des racines sur le 2e élément à l'obscurité comme à la lumière, mais il est important de considérer le nombre de racines apparues (voir tableau III).

Dans les deux conditions, le nombre des racines augmente assez rapidement jusqu'au 9e jour. Ensuite, les boutures à l'obscurité, qui, grâce à l'administration de saccharose, restent parfaitement saines et gardent les feuilles en excellent état, ralentissent considérablement la formation des racines; tandis que les boutures cultivées à la lumière continuent à en accroître le nombre de manière régulière et rapide.

Au 15e jour, les boutures cultivées à la lumière portent 3,5 fois plus de racines que les plantes maintenues à l'obscurité (moyenne : 40 à la lumière; moyenne : 12 à l'obscurité).

TABLEAU III.

Action de l'hétéroauxine sur le nombre de racines formées sur le 2e élément de boutures de « Coleus » à la lumière et à l'obscurtié.

Les boutures ont été préalablement inanitiées pendant 12 jours, mais ont cependant subi un traitement au saccharose en excès pendant les 4 derniers jours de l'inanition.

Ce traitement au saccharose est prolongé pendant toute la durée de l'expérience. Le signe † désigne les plantes mortes ou mourantes.

Processus d'inanition pendant 12 jours.	Jours après l'application de l'hétéroauxine	Racines sur le 2e élément.		
		7 jours 12 avril 1938	9 jours 14 avril 1938	15 jours 20 avril 1938
	1re série : Témoins.	0	0	0
Après 8 jours, traitement au saccharose qui est prolongé pendant 15 jours jusqu'à la fin.	2e série : Plantes cultivées à la lumière solaire.	26, 25, 25, 22, 32, 23. Moy. : **25.**	37, 32, 33 24, 36, 30. Moy. : **32.**	47, 37, 49 28, 38, 41. Moy. : **40.**
	3e série : Plantes cultivées à l'obscurité.	0, 0, 3, 6, 0. Moy. : **3.**	† 2, 6, 12, 15, 8, † 0. Moy. : **10.**	† 2, 6, 12. 19, 9, † 0. Moy. : **12.**

Ainsi donc, si nous comparons ce résultat avec celui obtenu précédemment (1re expérience) dans le cas où les boutures munies de deux feuilles traitées à l'hétéroauxine, à la lumière sans sucre, ne sont pas préalablement inanitiées et où nous avons observé 68 racines après 14 jours, nous constatons que malgré l'administration de sucre en excès :

1° Le processus d'inanition préalable au traitement à l'hétéroauxine enlève aux boutures cultivées à la lumière un potentiel important de néoformation : de 68 à 40;

2° L'absence de lumière après l'inanition fait tomber encore plus bas le potentiel : de 68 à 12.

Il en résulte que lorsqu'on diminue systématiquement, par le processus d'inanition, le bagage substantiel que portent les tiges standardisées au départ de nos expériences, l'hétéroauxine se révèle nettement moins active; mais elle manifeste à nouveau son pouvoir rhizogénique lorsque les feuilles se trouvent à la lumière. *La lumière apporte donc dans la rhizogénèse un*

facteur autre que le saccharose, facteur que l'hétéroauxine peut mettre en évidence.

Ce facteur peut se présenter, soit sous forme de sucre naissant, résultat de la photosynthèse dans les feuilles, sucre peut-être plus actif que le saccharose..., soit de vitamines, dont la vitamine B_1, qui a été reconnue comme ayant une nettte influence sur la croissance des racines, mais non cependant sur le nombre de celles-ci (J. Bonner) (3), (R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand) (4); ce peut être également, d'après Cooper (5), F. Went (6), R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand (4), la Rhizocaline, c'est-à-dire le complexe responsable de l'organisation en primordium radiculaire des massifs de tissus dont l'hétéroauxine a déclanché l'apparition rapide et nombreuse dans les tiges, comme nous l'avons vu dans la note (1).

Dans tous les cas, ce facteur ne peut être l'hétéroauxine, car la quantité fournie aux plantes est la même dans les deux séries. R. Bouillenne et M. Bouillenne-Warland (7) ont d'ailleurs montré que des racines se forment sur des tissus qui ne contiennent aucune trace dosable de cette substance.

S'il existe réellement un facteur rhizogénétique élaboré dans les feuilles à la lumière, il doit nécessairement être transporté aux endroits où apparaissent les racines. Ainsi dans les boutures normales, ce facteur doit-il atteindre la base de la tige où le bouturage se fait.

Donc l'utilisation éventuelle de ce facteur au niveau du 2e élément sous l'action de l'hétéroauxine devra, au cas où cette hypothèse est exacte, se traduire par une diminution du nombre des racines formées à la base de la bouture.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons organisé une troisième expérience, dans laquelle la base des boutures est traitée par une solution de 0,02 $^0/_{00}$ d'hétéroauxine dans du saccharose purissime à 1,5 %.

Les boutures, préalablement inanitiées, sont réparties en quatre séries cultivées à la lumière solaire en milieu liquide.

Nous constatons (voir tableau IV) :

1° Que les boutures qui ne subissent aucun traitement basal à l'hétéroauxine produisent, à la base, c'est-à-dire sur le 6e élément, une moyenne de 17 à 18 racines;

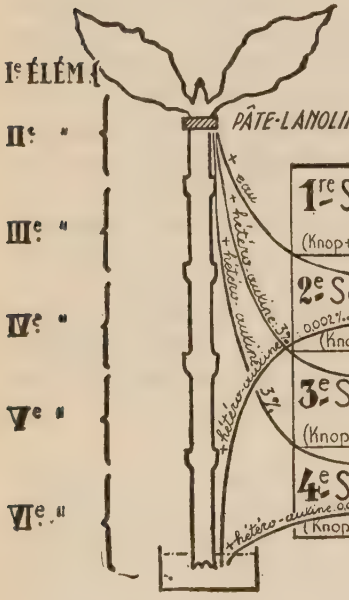
2° Que celles qui subissent un traitement basal forment sur leur base 34 racicnes, c'est-à-dire que l'action de l'hétéro-

auxine se traduit par une augmentation de 17 racines par rapport au témoin;

3° Que les boutures traitées à l'hétéroauxine au niveau du 2e élément produisent en plus des 18 racines de la base, 65 racines sur ce 2e élément;

4° Enfin, que les plantes traitées à la fois par la base et au niveau du 2e élément produisent : sur le 2e élément : 55 racines; à la base : 25 racines.

Tableau IV



		7 jours	9 jours	11 jours	Total par expér.
1re Série (Knop + Sacch.)	IIe ÉLÉM. témoins	0	0	0	17
	BASE VIe élém.	12 (12)	14 (20)	17 (22)	
2e Série (Knop + Sacch.) 0,002%	IIe ÉLÉM.	0	0	0	34
	BASE VIe élém.	21 (15)	29 (19)	34 (24)	
3e Série (Knop + Sacch.)	IIe ÉLÉM	31 (^)	56 (12)	65 (20)	83
	BASE VIe élém.	13 (16)	15 (18)	18 (18)	
4e Série (Knop + Sacch.)	IIe ÉLÉM.	34 (^)	46 (10)	55 (15)	80
	BASE VIe élém.	20 (9)	22 (16)	25 (20)	

Le chiffre ( ) donne la longueur maximum atteinte par les racines dans chaque cas; (^) signifie que les racines restent très courtes.

La base des boutures, dans toutes les séries, plonge dans une solution de Knop avec saccharose purissime à 1,5 %.

Le traitement du 2e élément réduit de 9 le nombre des racines produites à la base.

Le traitement basal réduit donc de 10 le nombre des racines formées sur le 2e élément.

Ces différences ne peuvent être dues aux sucres, puisque chaque bouture porte deux feuilles et reçoit, dans la solution, la même quantité de saccharose en excès.

Nous devons admettre que l'hétéroauxine, appliquée à forte concentration, en un endroit déterminé de la bouture, provoque un appel de certains éléments nécessaires à la rhizogénèse vers cet endroit. Quand l'application se fait simultanément en deux endroits, ces éléments sont sollicités dans les deux sens, ce qui pourrait expliquer la diminution du nombre des néoformations, aussi bien en un endroit qu'en l'autre, après 11 jours.

Ces résultats confirment l'hypothèse de Cooper et de Went, 1938, qui pensent que la rhizocaline serait mobilisée par les auxines vers les endroits traités.

De plus, ils ne contredisent pas l'hypothèse défendue par R. Bouillenne (2, 1933) que la rhizocaline se trouve normalement répartie dans tous les éléments de la tige (peut-être spécialement dans certains tissus), dès la formation de ces éléments à partir des activités du méristème.

*
* *

Une expérience réalisée sur le même plan que cette dernière fait intervenir en outre les acides aminés. Les résultats obtenus nous mènent aux mêmes conclusions, et nous montrent en plus que les acides aminés, comme les glucides, jouent un rôle important dans la nutrition et, en cas de pénurie, interviennent comme facteur limitant de la rhizogénèse.

RÉSUMÉ.

Nous pouvons conclure des observations et expériences de cette note comme de la précédente, que l'hétéroauxine intervient en hâtant considérablement l'évolution normale du cambium, en causant des multiplications cellulaires nombreuses au sein de certains tissus peu évolués et en mobilisant vers des endroits déterminés le facteur organogénétique spécifique des racines.

Ce facteur tend à disparaître ou à devenir inactif par le processus d'inanition, malgré la présence dans les tissus de saccharose en excès; il se reforme ou redevient actif grâce à l'activité des feuilles à la lumière, et dans ce cas en fonction du nombre de feuilles et de la quantité de sucre administrée.

Institut de Botanique de l'Université de Liége.
Laboratoire de Physiologie végétale.

BIBLIOGRAPHIE.

(1) J. Moureau, Contribution à l'étude des facteurs organogénétiques de la néoformation des racines chez les plantes supérieures (*Bull. Soc. roy. Sciences Liége*, **8**, n° 12, 1939).

(2) R. Bouillenne et F. Went, Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures (substances formatrices de racines) (*Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **43**, 1933).

(3) J. Bonner, Vitamin B_1, a growth factor for higher plant (*Science*, **85**, 2198, 1937). — Idem, The role of Vitamin B_1 in plant development (*Bot. Rev.*, **3**, 616, 1937).

(4) R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, Contribution à l'étude des facteurs de la néoformation et de la croissance des racines. Rhizocaline, hétéroauxine, acides amines, vitamines B_1 (*Bull. Soc. roy. Bot. Belgique*, **21**, fasc. 1, 1938).

(5) W. C. Cooper, Hormones in relation to root formation on stem cuttings (*Pl. Physiol.*, **10**, 789, 1936). — Idem, Hormones and root formation (*Bot. Gaz.*, **99**, 3, 1938).

(6) F. Went, Specific Factors other than auxin affecting growth and root formation (*Pl. Physiol.*, **13**, 55, 1938).

(7) R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, Teneur en auxines des plantules et hypocotyles inanitiés de *Impatiens Balsamina* L. en rapport avec l'organogénèse des racines (*Bull. Acad. roy. de Belgique*, Cl. des Sc., 5e sér., **25**, 1939).

M. HAYEZ, Impr. de l'Académie royale, 112, rue de Louvain, Bruxelles.
(Domicile légal : rue de la Chancellerie, 4)

OBSERVATIONS

SUR

L'ÉVAPORATION DE LA VÉGÉTATION D'UNE TOURBIÈRE

DANS LES HAUTES-FAGNES DE BELGIQUE

PAR

L. TINBERGEN

TRAVAIL DE LA STATION SCIENTIFIQUE DU MONT-RIGI
ET DE L'INSTITUT BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE
(PROFr RAYMOND BOUILLENNE).

Mém. Soc. Roy. Sc. de Liége, 4e série, t. IV, fasc 1

Extrait
des *Mémoires de la Société royale des Sciences de Liége.*
Tome IV, fascicule 1.

MARCEL HAYEZ
Imprimeur de l'Académie royale de Belgique
Rue de Louvain, 112, Bruxelles
(Domicile légal : rue de la Chancellerie, 4)

Observations
sur l'évaporation de la végétation d'une tourbière dans les Hautes-Fagnes de Belgique

1. INTRODUCTION.

La faune et la flore des tourbières ont été l'objet d'une grande quantité de travaux écologiques. Cependant la connaissance des facteurs du milieu est encore fragmentaire et manque souvent de données exactes chiffrées dans des conditions suffisamment connues.

Un élément de ces facteurs est le climat local des tourbières.

Dans une même région, le climat local des tourbières se distingue généralement du climat des terrains non tourbeux environnants par ses grands extrêmes de température (de l'air) et par les basses températures moyennes. Firbas (1931) en donne des exemples [surtout les observations de Karsten (1911) et de Helms et Jörgensen (1924), avec celles de Claudi-Westh]. Geiger (1927), nomme les mêmes caractères du climat local des tourbières, mais fait remarquer qu'il y a des exceptions.

Pour les températures extrêmes, plusieurs facteurs doivent être envisagés : les pouvoirs d'absorption et de réflexion de la radiation solaire, la conductivité et la chaleur spécifique du sol.

En ce qui concerne les pouvoirs d'absorption et de réflexion, il semble bien que l'on ait très peu d'observations jusqu'à présent. Dans ces conditions, le problème ne peut pas permettre des développements synthétiques.

Quant à la conductivité de chaleur, certains auteurs présentent des résultats intéressants. Ainsi on attribue les températures extrêmes dans une certaine mesure à la mauvaise conductivité de chaleur du sol tourbeux.

Pendant le jour, la couche superficielle est chauffée par la radiation solaire plus que celle d'un autre sol. Au lieu de permettre l'accumulation de chaleur en profondeur, elle en perd par conduction dans l'air, de sorte que celui-ci en contact avec le sol est considérablement chauffé.

Schmidt (1925), par des formules d'application générale, a démontré ces phénomènes. Dans ses considérations, il décompte la chaleur qui est perdue par évaporation et par réflexion. De la quantité de chaleur irradiée restante, la fraction, perdue par conduction dans l'air, augmente — dans les mêmes conditions météorologiques — à mesure que diminuent la conductivité du sol et sa chaleur spécifique. Pour le sol tourbeux, il est vrai, la chaleur spécifique est grande (présence d'eau), mais la conductivité constatée est tellement petite, que la fraction de chaleur conduite vers l'air reste très considérable. Ce fait est relevé dans les mesures classiques de Homén (1897), qui compare les échanges caloriques d'une prairie tourbeuse, d'une bruyère sablonneuse et d'une roche granitique.

Pendant la nuit, les couches profondes du sol tourbeux ne peuvent pas remplacer autant que dans un autre sol la chaleur perdue par l'émission de la sur-

face. La surface donc se refroidit davantage et prend plus de chaleur à l'air qu'un autre sol, comme Homén l'a démontré dans sa comparaison déjà citée.

Il résulte de ces considérations, que la mauvaise conductivité du sol tourbeux cause de grands extrêmes de température dans le cas où un terrain tourbeux est comparé avec un sol bon conducteur qui a les mêmes pouvoirs d'évaporation, d'émission et de réflexion de radiation.

Dans la nature, cependant, on ne rencontre pas ces conditions « d'expérience ». En général les terrains tourbeux et les terrains de comparaison différeront en toutes ces propriétés. Les particularités du climat local déjà citées témoignent que l'influence du sol tourbeux sur les extrêmes de température continue à se faire sentir malgré ces différences. Mais, comme nous l'avons déjà dit, on est encore loin d'une généralisation.

Car il y a encore cette complication. Jusqu'à présent nous n'avons considéré que les propriétés du sol même. Pour comprendre les phénomènes naturels, il faut tenir compte de la végétation aussi, qui, par sa présence, change nécessairement les qualités caloriques, les pouvoirs d'émission et d'absorption et l'évaporation du terrain. Pour le moment, nous n'avons presque pas de renseignements sur ce point de vue.

Quant aux qualités caloriques de la végétation, Firbas (1931, p. 544) nous apporte quelques données sur les coussins de *Sphagnum* vivant sur le sol de certains types de tourbières. Il utilise la formule de Schmidt, déjà citée, et calcule la valeur du rapport

$$\frac{\text{chaleur conduite vers l'air}}{\text{chaleur emmagasinée dans le sol}}$$

en déterminant, de cette manière, le sort de la chaleur qui reste après la perte par évaporation et réflexion.

FIRBAS compare la valeur obtenue pour le *Sphagnum* avec les chiffres de certains sols nus et constate qu'elle est exceptionnellement considérable. Nous désirons faire remarquer qu'en général les sols ne sont pas nus et qu'il convient, dès lors, de comparer une végétation à une autre végétation et non pas à un sol nu.

De plus, les particularités d'une strate végétale quelconque doivent nécessairement se rapprocher de celles du *Sphagnum* par suite de la présence de matières organiques et d'une grande quantité d'air, déterminant, comme pour le Sphagnetum, une petite conductivité et une petite chaleur spécifique.

Parce qu'on n'a pas encore d'information à ce point de vue, il y a donc intérêt de rechercher la manière dont fonctionnent différents types de végétations.

Les faibles moyennes de température relèvent de différentes causes recherchées dans les conditions topographiques et dans la valeur de l'évaporation.

D'un côté les tourbières sont souvent formées dans des cuvettes. Pendant la nuit, un air refroidi par le rayonnement des terrains situés plus haut et devenu plus lourd, s'y accumule. Il en résulte des minima de température assez bas.

D'un autre côté, l'évaporation provoque dans le sol une perte considérable de chaleur « latente ». Plus l'évaporation est grande, plus les maxima diurnes sont bas, plus la réserve de calories pour l'émission nocturne est petite; par conséquent, plus les minima sont bas.

En ce qui concerne la valeur de l'évaporation des tourbières, un petit nombre de travaux nous donnent des indications qui restent néanmoins assez vagues et font apercevoir des divergences d'opinions.

Dans la comparaison de HOMÉN (citée plus haut),

la prairie tourbeuse évapore environ la moitié des calories irradiées, la bruyère sablonneuse un quart, cependant Firbas (1931) suppose que l'évaporation des tourbières n'est pas si forte. En vérité nous ne disposons pas encore de chiffres suffisamment nombreux pour nous permettre de faire une comparaison et de préciser la question.

Il n'en est pas moins acquis que l'évaporation d'un terrain est surtout influencée par sa végétation. Pour préciser la position des tourbières entre les autres types de terrains, il faut donc comparer l'évaporation des différentes végétations tourbeuses avec celle d'autres formations sous le même climat.

*
* *

Dans ces conditions nous nous sommes proposé d'obtenir quelques chiffres d'évaporation sur certains groupements végétaux d'une tourbière. Nous avons choisi dans les limites des Hautes-Fagnes de Belgique une grande tourbière dite Fagne wallonne et nous y avons fait nos observations pendant la période du 28 juin au 27 août 1938.

Comme il nous fut impossible de procéder à des mesures analogues pour d'autres types de végétation pris dans la même région, nous avons comparé les chiffres obtenus dans la tourbière avec quelques valeurs citées dans la littérature. Dans ce but nous avons nécessairement fait certaines corrections pour les particularités du climat local et pour les conditions météorologiques de la période envisagée.

*
* *

L'auteur désire exprimer sa gratitude à la Commission pour le Rapprochement intellectuel belgo-néer-

landais à La Haye, qui a rendu possible son séjour en Belgique par un subside; à M. le Prof^r^ Ray. Bouillenne (Liége), qui a dirigé ses travaux; à l'Université de Liége, qui lui a offert l'hospitalité dans ses Instituts à Liége et à Sourbrodt, et à MM. F. Darimont (Liége) et P. Leentvaar (Harlem), qui ont bien voulu l'assister dans ses observations.

2. DESCRIPTION DE LA TOURBIERE.

Les mesures d'évaporation ont été faites dans la Fagne wallonne, une des tourbières encore partiellement vierges, qui restent sur le plateau de la Baraque Michel en Belgique. Une description générale de ce milieu de tourbières a été donnée par Bouillenne (1926, 1933, 1935, 1938). Nous ne considérerons ici que la Fagne wallonne.

Cette Fagne est située à 3 km. de la Baraque Michel. Elle s'étend entre les crêtes limoneuses (« setch-champs ») de Botrange et de Clefay (voir fig. 1). Sauf deux setch-champs de moindre importance (Drello et Oneux), tout le terrain entre ces deux crêtes est tourbeux. Pour la plus grande partie, il est fort altéré par des causes anthropogènes. Il y a le drainage, l'exploitation de la tourbe et les incendies qui ont exercé leur influence. Mais la partie centrale de la tourbière est à peu près vierge. C'est là que nos mesures ont été faites.

La morphologie de cette partie centrale sera décrite brièvement. Elle se présente sous la forme d'une tourbière de col, entre les petites vallées de la Roer et d'un affluent de la Helle. Son modelé est plus compliqué que celui de la plupart des tourbières voisines qui, d'après Bouillenne, sont de simples tourbières de pente, établies dans des cuvettes peu profondes.

Comme dans les autres tourbières du Haut-Plateau, la tourbe s'est formée sur une couche d'argile imperméable. Le modelé de ce sous-sol a été recherché par des sondages. Dans ce but, nous avons utilisé la sonde Nyström de la Station scientifique du Mont-Rigi. En somme, 251 sondages ont été effectués en 11 lignes droites (voir fig. 1). Les

intervalles entre les lieux de sondage étaient de 20 m. ou moins. A l'aide des profils de sondage, les lignes de niveau de la surface du sous-sol ont été reconstituées. Elles sont indiquées sur la carte (fig. 1).

Il apparaît que le sous-sol a presque la même allure que la surface de la tourbière. On y voit les vallées du petit

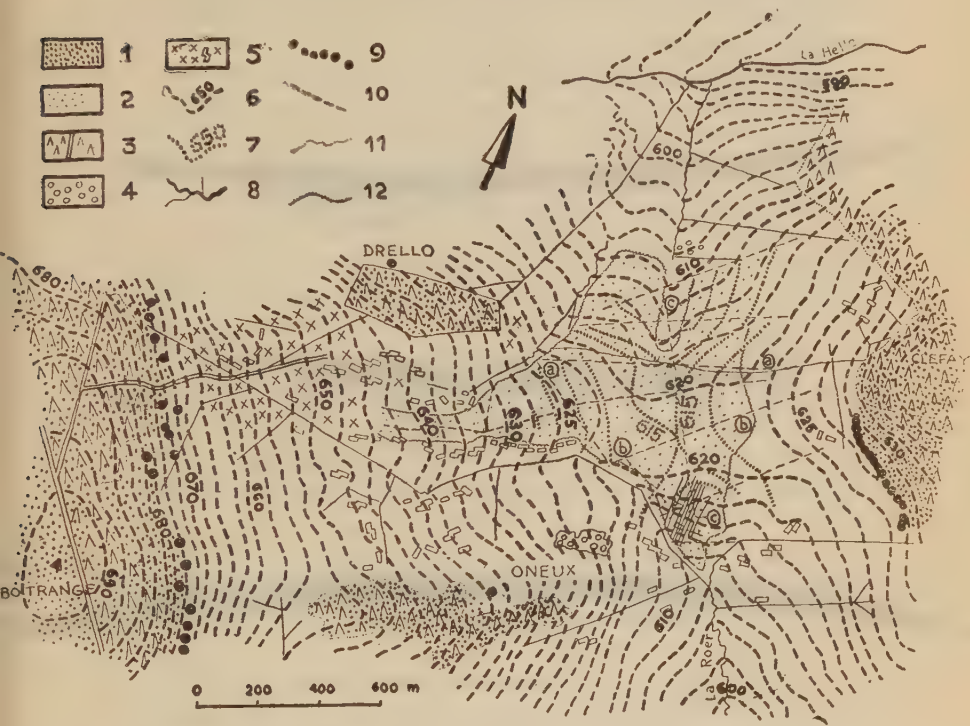


FIG. 1.

Carte de la Fagne wallonne, basée sur la carte d'État-Major prussienne (*Kön. Preuss. Landesaufn. 1893*, berichtigt 1910).

1, setch-champs; 2, tourbière encore vierge; 3, bois de conifères avec route; 4, bois de feuillus; 5, *Polytricheto-Salicetum* [voir R. BOUILLENNE (3), 1926] avec vieilles exploitations des tourbeurs; 6, lignes de niveau (intervalle : 2m50); 7, lignes de niveau dans le sous-sol de la tourbière (intervalle : 2m50); 8, courants d'eau et drains; 9, ligne des sources repérées par R. BOUILLENNE; 10, ligne de sondage; 11, lisière du bois; 12, frontière de la tourbière vierge.

affluent de la Helle et de la Roer (1). Pourtant la surface actuelle de la tourbière présente la forme assez plane d'un large mamelon correspondant au facies d'un « Hochmoor ». Ce mamelon est à cheval sur le col dans la direction N.-O.—S.-E., comme l'indiquent la carte (fig. 1) et le profil *c-c* (fig. 4). Mais, d'autre part, dans la direction N.-E.—S.-O., il est installé entre deux larges relevés de terrain (voir fig. 2 et 3).

Sections transversales par les lignes de sondage *aa*, *bb*, *cc*.

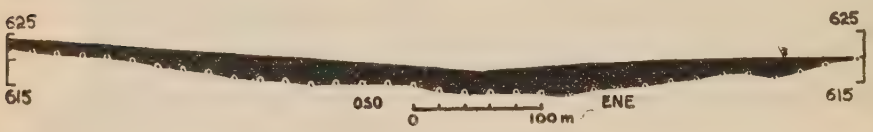


FIG. 2. — Profil *a-a* de la figure 1.

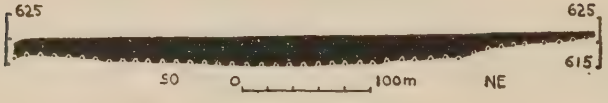


FIG. 3. — Profil *b-b* de la figure 1.

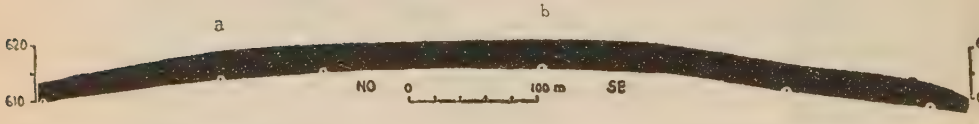


FIG. 4. — Profil *c-c* de la figure 1.

L'épaisseur la plus grande de la tourbe se trouve au centre du mamelon (voir fig. 5), où elle dépasse 5 m. (maximum 6 m.). Il est intéressant de signaler que dans des tourbières de col, décrites par RUDOLPH et FIRBAS (1927)

(1) Il semble qu'autrefois la Roer avait son origine là où elle prend la direction S.-S.-E. (fig. 1). Car les coudes de la rivière situés en amont n'existent pas sur la carte de 1772, que Bouillenne (1938) a reproduite. Il est bien possible qu'il s'agisse de fossés de drainage récents.

pour les Monts des Géants, l'épaisseur était minimale au centre du col.

Ensuite, quelques particularités sur la circulation des eaux seront traitées. Comme Bouillenne (1933) l'a montré, le setch-champ limoneux, qui est perméable pour l'eau, a le même sous-sol imperméable que les tourbières. La nappe phréatique du setch-champ donne naissance à de nombreuses sources en lisière des sommets limoneux. L'eau de ces sources alimente de petites tourbières dites « soligènes », qui portent un ensemble caractéristique de plantes (Bouillenne, 1935). En temps de sécheresse, leur relative indépendance des eaux de pluie est apparente. Là où l'homme n'est pas intervenu, il y aura une transition graduelle de tourbière « soligène » en tourbière « ombrogène ». Car les parties centrales des tourbières dépendent surtout de l'eau de pluie, comme on peut conclure du fait que leur surface est plus grande que celle des setch-champs qui alimentent les sources.

Il est dommage qu'on ne trouve plus tous les stades de cette transition sur le Haut-Plateau. Dans notre Fagne, la partie supérieure en lisière des setch-champs est fort altérée. Les sources de Botrange sont captées par un grand fossé qui est le prolongement de la Roer. Nous avons constaté que celui-ci est érodé jusqu'à l'argile; par conséquent, les courants d'eau des sources qui se prolongent dans l'épaisseur de la tourbe sont tous captés. Les sources éventuelles de Drello sont captées également par le système de drains environnants. Les sources d'Oneux ne peuvent influencer que les terrains entre Oneux et la Roer. Leurs eaux sont prises par la Roer avant qu'elles n'atteignent la tourbière vierge.

Moins claires sont les conditions vers Clefay. Un drain profond, qui devait capter toutes les sources, ne transporte que peu d'eau et se dessèche assez vite. Nous ne sommes donc pas sûr, malgré les apparences, que les sources de Clefay ne nourrissent pas la partie centrale de la tourbière. Ce qu'on peut conclure avec certitude, c'est que la partie au S.-O. de l'axe Roer-affluent de la Helle ne reçoit plus d'eau de source et qu'elle est par conséquent

aujourd'hui uniquement alimentée par la pluie. Elle est donc devenue une tourbière « ombrogène » comme les hautes tourbières de la plaine basse.

Cependant, comme la Fagne wallonne est une tourbière établie sur de faibles pentes, les eaux sont plus ou moins rapidement éliminées, soit vers la Helle, soit vers la Roer, et, par conséquent, elle se distingue des tourbières plates de la plaine par le fait qu'elle est parcourue par de l'eau courante.

Dès qu'il y a une forte pluie, une grande quantité d'eau est retenue par la végétation et par la tourbe; le surplus glisse sur la surface et est recueillie dans de petites vallées marquées sur la surface de la tourbe. En général, il n'y a pas de ruisseau régulier dans ces vallées. L'eau ruisselle en partie superficiellement, en partie sous la surface de la tourbe (Bouillenne, 1938, p. 78); elle réapparaît après un trajet souterrain plus ou moins long, sous forme de flaques sans communication apparente les unes avec les autres, mais dans lesquelles on voit couler l'eau. A la sonde on constate la présence de ces veines souterraines d'eau.

Le réseau aquifère converge vers les petites vallées mentionnées plus haut.

Dans la partie supérieure du petit affluent de la Helle, les eaux circulent de la même manière, alternativement par couloirs dans la tourbe et par la surface.

La végétation qui couvre la partie centrale de la tourbière est constituée de quelques éléments dominants, parmi lesquels nous citerons : *Calluna vulgaris*, *Erica Tetralix*, tapis denses de *Sphagnum*, coussins de *Polytrichum*, *Eriophorum vaginatum*, *Eriophorum angustifolium*, *Andromeda polifolia*, *Narthecium ossifragum*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Scirpus caespitosus*, *Rhynchospora alba*, *Drosera rotundifolia*.

Nous avons déterminé la surface occupée par un certain nombre de groupements végétaux qui nous paraissent caractéristiques de cette tourbière. Dans ce but, nous avons

examiné la constitution de 161 carrés de 2×2 m., délimités à des distances régulières de 10 ou 20 m., d'après les tracés indiqués sur la figure 5.

1. Le premier groupement que nous avons considéré est *Erica Tetralix* et *Calluna vulgaris*, sans sous-végétation de *Sphagnum*. Ces espèces sont accompagnées d'*Eriophorum angustifolium* et, localement, de *Narthecium ossifragum*.

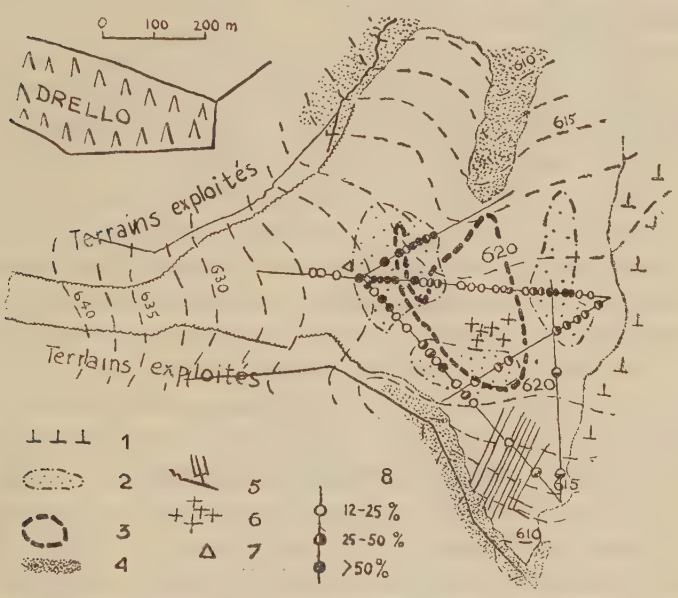


Fig. 5. — La Fagne wallonne.

1, surtout *Molinia*; 2, endroit où *Sphagnum papillosum* est le plus abondant; 3, endroit où la tourbe a plus de 5 m. d'épaisseur; 4, drain naturel; 5, courant d'eau et fossés de drainage; 6, endroits où les surfaces de tourbe nue sont le plus abondantes; 7, emplacement des appareils de mesure, sous tente, et lieu des observations météorologiques; 8, ligne d'inventarisation avec le pourcentage de *Sphagnum papillosum* présent dans les carrés.

Numériquement ce groupement est le plus répandu. Il occupe 59 % de la surface examinée et il est surtout bien représenté dans les parties de la tourbière plus ou moins

drainées, par exemple, entre les deux exploitations de tourbe de Drello.

2. Parmi les végétations à Sphagnacées, celle de *Sphagnum papillosum* est la plus importante (20 % de la surface examinée). L'identité de cette espèce a été souvent contrôlée. Sur 96 échantillons reconnus sur le terrain comme appartenant à la tribu des *Cymbifolia*, 95 ont été déterminés, après examen microscopique, comme étant *Sphagnum papillosum*.

Il apparaît, ou bien sous forme de coussins nus, ou bien couvert d'une végétation assez claire d'*Erica*, *Calluna*, *Eriophorum angustifolium* (parfois aussi d'*Andromeda polifolia*, *Narthecium ossifragum*, *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Scirpus caespitosus*).

Comme on le voit sur la carte (fig. 5), la dispersion de ce groupement n'est pas uniforme; il y en a trois îlots au centre de la tourbière. Ces îlots ne sont pas situés aux endroits où l'épaisseur de la tourbe est maximale, mais plus ou moins en lisière de ceux-ci.

Il nous paraît donc que le sommet du mamelon n'est plus l'endroit d'une intense activité formatrice de tourbe. Celle-ci est déplacée vers les îlots mentionnés.

Peut-être pouvons-nous mettre la pauvreté en *Sphagnum* du centre de la tourbière en rapport avec la présence de petits espaces de tourbe sans végétation surtout abondants dans un endroit assez plat entre les deux courbes de niveau de 620 m. Ces plaques de tourbe nue (« Schlenke » des auteurs allemands) sont couvertes d'eau dès que le temps est pluvieux. L'observation de Malmström (1923) que certaines espèces de *Sphagnum* ne peuvent pas subir une inondation de longue durée pourrait expliquer le fait curieux que les *Sphagnum* manquent dans ces endroits.

Ensuite, il est intéressant de signaler que le Sphagnetum ne se trouve que sur les faibles pentes. Sur les pentes plus fortes, le ruissellement est probablement trop intense.

3. Les espaces de tourbe nue sont généralement couverts d'une pellicule superficielle d'algues vertes. Dans l'ensemble, ils n'occupent que 4,5 % de la surface examinée. *Narthecium*, *Rhynchospora alba* et *Drosera rotundifolia* sont plus ou moins localisés aux bords de ces surfaces de tourbe.

4. Un autre type de végétation à *Sphagnum* se trouve dans la bruyère des parties sèches de la tourbière. En général se sont de petits coussins. M. le Dr W. Beyerinck, de la Station biologique de Wijster (Drente, Pays-Bas), a bien voulu déterminer 5 échantillons : 4 étaient *Sphagnum recurvum*, 1 *Sphagnum fimbriatum*. La surface totale de cette végétation occupait 3 % de nos carrés.

5. Souvent les « Schlenke » sont progressivement colonisés par un tapis de petites sphaignes. De 5 échantillons que le Dr Beyerinck a déterminés, 3 étaient *Sphagnum auriculatum*, 2 *Sphagnum molluscum*. La surface de ces tapis ne dépassait pas 2,5 %.

Il nous paraît intéressant, pour compléter la description de cette tourbière, de signaler que certains endroits sont envahis par *Molinia coerulea*, qui étouffe les autres types de végétations. On trouve cette plante là où le drainage est important, par exemple, aux bords de l'exploitation de la tourbe, le long des grands drains et dans les parties supérieures des petits ruisseaux, formant drains naturels, dont la vallée est assez fortement encaissée.

Enfin, à l'exutoire des eaux de la tourbière vers la Helle et vers la Roer existe une végétation variée, qui rappelle la végétation des bords plus ou moins eutrophiques des tourbières de plaines ou de vallées (du « lagg », en terminologie des phytosociologistes suédois). On y trouve, par exemple, *Carex rostrata*, *Juncus conglomeratus*, *Juncus sylvaticus*, *Cirsium palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*.

3. LES TYPES DE VEGETATION UTILISES DANS LES MESURES D'EVAPORATION.

Nous avons effectué les mesures d'évaporation sur les deux premiers types de végétation précisés plus haut (1 et 2). Dès lors nous devons en observer les caractéristiques intéressant la question de l'évaporation.

Premier type de végétation.

Nous commencerons par le cas de *Sphagnum papillosum*.

Les coussins de cette mousse couvrent le sol d'une manière totale (fig. 6). Le nombre des brins est assez constant : 100 à 150 par dm^2. Les sommets des brins se trouvent exactement dans le même niveau, de telle sorte qu'ils se protègent réciproquement contre une forte évaporation.

Les coussins s'étalent dans cette fagne sur une couche de tourbe assez humifiée. La transition entre la tourbe et les bases mortes des sphaignes est très brusque. L'épaisseur de la couche de *Sphagnum* (parties vivantes et mortes) varie entre 7 et 20 cm.; celle de *Sphagnum* pur n'est que rarement de plus de 12 cm., tandis que celle des coussins de *Sphagnum* avec *Erica* et *Calluna* varie en général entre 10 et 20 cm.

Les coussins de *Sphagnum* ont la possibilité de retenir une quantité énorme d'eau capillaire dans les aisselles de leurs nombreuses petites feuilles, dans les cellules hyalines de leurs feuilles et entre les tiges et les rameaux descendants. La quantité de cette eau est

Cliché K. Hana.

FIG. 6. — *Sphagnum papillosum*, feuilles humides (1/1).

Cliché K. Hana.

FIG. 7. — Végétation de *Sphagnum papillosum* dans la caisse (1/1).

fort variable. Pendant les longues périodes de sécheresse il est presque impossible d'en faire sortir de l'eau par compression à la main, tandis qu'en périodes pluvieuses l'eau en coule dès qu'on touche les plantes. Avec Bouillenne (1938), on peut parler d'une vraie nappe aquifère superficielle.

Les observations de Stålfelt (1937) sur les échanges d'eau dans les Mousses démontrent que c'est surtout l'eau retenue par les Sphaignes mêmes qui disparaît par évaporation et que l'eau du sous-sol (ici de la tourbe) n'intervient guère.

Ainsi donc il est très important de se rendre compte du mécanisme par lequel les *Sphagnum* perdent leur eau pendant l'évaporation.

Oltmans (1884) a démontré que pendant l'évaporation il y a transport d'eau par les feuilles. Ce transport se fait dans le système des cellules hyalines. Celles-ci forment un réseau ramifié à travers toute la feuille. Il n'y a pas de communication directe entre une cellule hyaline et l'autre, mais là, où ces cellules sont voisines, on constate que les pores de la paroi extérieure sont rapprochés. Il semble que ces pores soient liés extérieurement par un film d'eau capillaire. Oltmans a observé que des particules de carmin, ajoutées à l'eau dans la base des feuilles, se meuvent par ces pores d'une cellule à l'autre. L'eau qui est retenue dans les aisselles des feuilles forme un film capillaire continu le long de petits rameaux. Quand on examine les petits rameaux descendants, appliqués contre l'axe central, on constate aussi de nombreux espaces capillaires utilisés pour le transport vertical. En outre, il y a un transport par les grandes cellules mortes de l'épiderme axial. De cette manière,

il est bien évident que chaque brin de *Sphagnum* est entouré d'un film d'eau capillaire.

En temps de sécheresse, l'eau évaporée par les cellules hyalines n'est pas remplacée, l'air y pénètre, de sorte que la couleur des feuilles devient blanchâtre. Après de fortes pluies, les feuilles et les aisselles deviennent si remplies d'eau qu'elles ont un aspect de plantes grasses.

Deuxième type de végétation.

Quant au deuxième type de végétation examiné (*Erica, Calluna* et *Eriophorum* sans *Sphagnum*), nous constatons qu'il est implanté sur la même tourbe humifiée que le *Sphagnum*. Au contact avec la tourbe se trouve une couche de tiges mortes de quelques centimètres d'épaisseur. Cette végétation est beaucoup moins uniforme que celle à *Sphagnum*. La densité est fort variable; la fréquence des trois espèces et leur degré de développement aussi.

4. TECHNIQUE.

A. — Mesures.

La méthode suivie est la pesée régulière d'échantillons de végétation.

La prise des échantillons de végétation doit se faire sans perte d'eau. Ce point est important, car la valeur de la teneur en eau influence nécessairement le régime de l'évaporation (voir plus loin). Il faut donc que la réserve d'eau de nos échantillons ne diffère pas de celle de la végétation intacte.

Pour la végétation d'Ericacées sur la tourbe nue, la difficulté n'est pas grande, car la tourbe ne perd presque pas d'eau quand on la découpe. Les végéta-

tions des Sphaignes, au contraire, perdent leur eau très vite.

Nous avons dû mettre au point un appareillage de prise d'échantillon que nous décrirons brièvement. Nous l'avons utilisé pour les deux types de végétation.

Après quelques essais, nous avons utilisé deux caisses en fer étamé, mesurant $20 \times 20 \times 25$ cm. (fig. 8), sans couvercle, s'emboîtant l'une dans l'autre exactement.

La caisse intérieure n'a pas de fond et le bord infé-

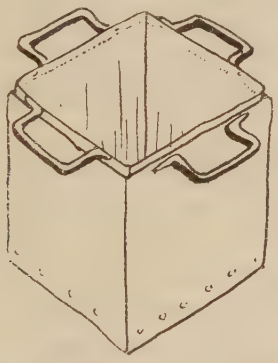


FIG. 8. — Caisse double pour les mesures d'évaporation.

rieur de ses parois est aiguisé. Au bord supérieur, elle est munie de deux poignées.

Cette caisse permet de découper un échantillon englobant à la fois la végétation superficielle délimitée et une certaine épaisseur de tourbe sous-jacente. Voici comment nous avons procédé : On place cette sorte d'emporte-pièce sur la végétation. Avec un grand couteau bien tranchant, celle-ci est découpée verticalement le long des quatre parois. On enfonce ensuite la caisse légèrement jusqu'à atteindre le niveau de la tourbe. Avant d'enfoncer davantage, la

tourbe est coupée à la bêche des tourbeurs qui est lourde, bien coupante et plane. Ensuite il est facile d'enfoncer l'appareil jusqu'à ce que son bord soit au même niveau que la surface de la végétation.

A présent la tourbe à l'extérieur est enlevée avec précaution de deux des côtés opposés de l'appareil, de manière à pouvoir détacher l'échantillon par en dessous.

Si l'on ne voit pas d'eau suinter du bord inférieur de la caisse encore en place, on peut être satisfait d'avoir fait la prise de l'échantillon correctement. Cela signifie qu'il n'y a pas d'espace appréciable entre la tourbe et les parois internes de la caisse.

Ensuite la caisse avec l'échantillon est retirée du trou et elle est rapidement glissée dans la caisse extérieure.

La caisse extérieure a un fond. La caisse intérieure y peut être introduite rapidement. Une perte d'eau n'est guère possible, car les espaces entre les deux caisses sont très petits.

L'ensemble de l'appareil contenant l'échantillon est replacé exactement dans le milieu original, comme le montre la figure 7. De cette manière, les échantillons sont exposés au soleil, au vent et à la pluie d'une manière toute normale et comparable.

Cependant l'échantillon n'est plus en contact avec la couche profonde de la tourbe, de telle sorte qu'une ascension éventuelle de l'eau venant de plus bas que 25 cm. est empêchée. Comme nous l'avons vu (p. 35) cette situation n'influencera pas l'évaporation du *Sphagnum*.

Une autre objection peut être soulevée: Si, en temps pluvieux, normalement l'eau ne stagne pas entre les sphaignes et coule lentement sur la tourbe, il n'en est pas de même pour l'échantillon. Pour éviter une

accumulation éventuelle d'humidité, nous avons renouvelé nos échantillons une fois par 15 jours. Comme nous le verrons plus tard, il ne semble pas que pendant les observations la teneur en eau des échantillons ait différé beaucoup de celle du milieu.

A la prise des échantillons de plantes supérieures, les racines latérales étaient découpées. Nous n'avons pas le moyen d'estimer l'erreur qui en résulte. A première vue, les plantes restaient en bonne santé pendant les observations. Elles continuaient leur floraison. Seulement, dans un seul échantillon (que nous avons abandonné), une grande plante de *Calluna* paraît avoir souffert et est morte ensuite.

Pour éviter les phénomènes de « choc physiologique » qui résulte d'un traumatisme éventuel (augmentation de la température, transpiration, etc.), nous avons utilisé les échantillons de plantes supérieures que 48 heures après la préparation.

Les échantillons ne doivent pas être pris au hasard. Nous les avons choisis de manière qu'ils soient le plus possible en conditions moyennes en ce qui concerne la densité de leur végétation, l'exposition au soleil, au vent et la présence d'eau.

En ce qui concerne le type de végétation à *Sphagnum*, on peut s'attendre à une différence d'évaporation entre les coussins nus et ceux qui portent une végétation de plantes supérieures (influence du vent, transpiration des plantes supérieures, ombre plus ou moins grande sur le *Sphagnum*). Nous avons choisi dans nos expériences deux types représentatifs. Dans l'un il n'y avait que quelques plantes très petites d'*Erica*, *Calluna* ou d'*Eriophorum*, dans l'autre, ces plantes formaient une végétation fermée, mais pas très dense.

En ce qui concerne le type de végétation à *Erica*, *Calluna* et *Eriophorum* sans *Sphagnum*, celui-ci, comme nous l'avons vu, se présente sous des aspects assez variables de densité, de hauteur et de développement. Dans ces conditions, nous avons tenu à faire des mesures sur des échantillons divers.

La pesée. — L'ensemble de l'appareillage avec l'échantillon est retiré de la tourbe et pesé sur une balance de système simple, placée en pleine fagne, sous une tente. Avec quelques précautions, on pouvait mesurer avec cette balance des poids d'environ

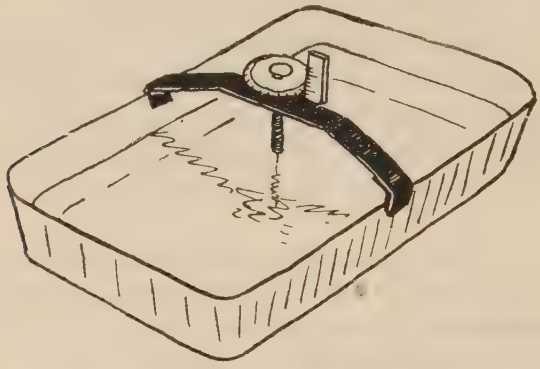


Fig. 9. — Évaporimètre de Baas-Becking.

15 kg. à une précision de ±2 gr. Les chiffres d'évaporation, réduits en mm. (comme pour les chiffres de précipitation), ont par conséquent une précision de ±0,1 mm.

Il n'était pas possible de faire ces pesées chaque jour, de sorte qu'il fallait avoir un moyen d'estimer l'évaporation produite pendant les jours où l'on ne pesait pas. Dans ce but, l'évaporation des végétations a toujours été comparée à celle d'une surface d'eau libre. Cette dernière était mesurée tous les jours. De

cette manière, il a été possible de recalculer l'évaporation de l'échantillon par rapport aux conditions du milieu. Cette méthode est discutée plus loin (p. 43).

Pour la mesure de *l'évaporation de l'eau libre*, nous avons utilisé un évaporimètre construit par M. le Prof[r] L.-G.-M. Baas-Becking, de Leyde. Dans cet évaporimètre, on mesure les variations du niveau d'eau avec une aiguille verticale, qui est mise au point avec une vis micrométrique (fig. 9). On mesure ainsi l'évaporation d'une surface d'eau d'environ 6 dm², qui se trouve dans un bac en fer émaillé blanc (profondeur de l'eau : 2,5 cm.). Les appareils disponibles avaient des parois obliques, de sorte qu'en temps de pluie la surface recevante était un peu plus grande que la surface évaporante. Pour calculer l'évaporation, il fallait diminuer le changement du niveau avec la quantité d'eau tombée multipliée par le rapport

$$\frac{\text{surface recevante}}{\text{surface évaporante}},$$

qui est égal à 1,15.

La vis micrométrique de l'appareil est montée sur un pont étroit. De la pluie, qui tombe sur le pont, une part est perdue qui évapore ou qui est éliminée à l'extérieur de l'appareil. Comme cette part est difficile à mesurer, nous avons toujours calculé deux valeurs d'évaporation : l'une pour le cas où il n'y a pas de perte d'eau, l'autre pour le cas où toute l'eau est perdue. Pour cela, il faut multiplier la quantité d'eau tombée respectivement par 1,15 et par 1,07. Pour toute la période d'observations, nous avons ainsi calculé des valeurs d'évaporation respectivement de 159 et de 167 mm. Comme cette imprécision est négli-

geable, nous avons calculé nos chiffres définitifs en utilisant le rapport moyen =1,11.

Une autre source d'erreurs réside dans le fait qu'en forte pluie l'eau saute hors de l'appareil. Il nous a fallu nous contenter d'une estimation de l'évaporation dans sept cas. Pour cette estimation, nous avons supposé que le chiffre moyen d'évaporation par heure était le même pendant l'averse qu'avant ou après, ou bien, si l'averse se produisait pendant la nuit, que l'évaporation était zéro. Comme ces pluies tombaient par temps noir et humide avec une faible évaporation, l'erreur qui en est résultée ne peut être très grande. Voici quelques chiffres : Nous avons estimé l'évaporation dans ces sept cas égale à : 1,0, 0,45, 2,0, 2,0, 1,0, 1,5, 0,0 mm. par jour. Or, la moyenne observée pendant toute la période de notre travail était de 2,6 mm. par jour.

Dans les mesures régulières, nous avons installé deux appareils de ce type au niveau du sol, non loin de nos échantillons. L'eau évaporante était de l'eau du puits de la Station Scientifique de Mont-Rigi, très pauvre en sels minéraux. Le niveau de l'eau dans les appareils fut ajusté chaque soir.

En périodes de temps calme, les observations furent faites une fois par jour, par temps agité plusieurs fois.

Les chiffres des deux appareils ne différaient en général que de 0,1 mm. ou moins; quatre fois ce fut de 0,1 à 0,2 mm. La valeur d'évaporation donnée dans nos tableaux a été toujours la moyenne des deux appareils.

Pour corriger les observations en temps pluvieux, nous avons utilisé les chiffres de deux pluviomètres installés à petite distance (quelques dizaines de mètres) des échantillons et des évaporimètres décrits.

Comme pluviomètre, nous avons utilisé le petit modèle de l'Observatoire d'Uccle, qui est décrit par Van der Linden (1927) et qui nous est prêté aimablement par M. le Prof[r] Jaumotte, directeur de cet Observatoire.

B. — Calculs.

Comme déjà dit, nous avons établi dans nos mesures le rapport

$$\frac{\text{évaporation de l'échantillon}}{\text{évaporation de l'eau libre}},$$

afin de pouvoir estimer la valeur de l'évaporation de nos échantillons lorsqu'il fut impossible de faire des mesures directes.

La question se pose de savoir dans quelle mesure ce rapport peut être utile, en d'autres termes, que peuvent signifier dans notre problème les variations de ce rapport. Il est évident que si l'évaporation de notre échantillon et de l'eau libre évoluent parallèlement dans les fluctuations du milieu météorologique, le rapport restera constant. Mais nous ne pouvons pas nous attendre à cela, parce que :

1° l'échantillon ne reste pas nécessairement pareil à lui-même au cours des observations;

2° le système évaporant et l'évaporimètre témoin peuvent réagir d'une manière différente aux changements du milieu météorologique.

Par exemple, l'évaporation d'une végétation de quelques décimètres de hauteur sera beaucoup plus influencée par une augmentation du vent que notre évaporimètre, la force du vent diminuant vers le sol. Ou bien, le système évaporant se distinguera de l'eau libre par des propriétés particulières d'émission ou d'absorption de radiation, de chaleur spécifique et de

conductivité. Il en résultera que les températures superficielles des deux systèmes évolueront différemment sous le jeu des facteurs météorologiques et l'on sait que c'est surtout cette température superficielle qui détermine la vitesse d'évaporation.

Comme les plantes utilisées ne sont que très peu connues à ce point de vue, on ne peut pas faire de prédictions sur la variabilité du rapport. Dans le cas du *Sphagnum*, cependant, les résultats ont montré une corrélation nette entre les rapports trouvés et la quantité d'eau présente dans les feuilles supérieures de ces mousses. Cette quantité d'eau peut être évaluée d'une manière très approximative par la couleur, ainsi que nous l'avons dit. Nous avons distingué trois degrés d'humidité des feuilles : sec, humide et très humide, selon qu'elles sont blanches, vertes ou vertes avec beaucoup d'eau dans les aisselles. Les tableaux 1 et 2 montrent les rapports obtenus au cours de toute la période d'observations et disposés d'après l'état hygrométrique des *Sphagnum*. Comme on le voit, l'influence de la quantité d'eau est assez caractéristique.

Enfin, la question se pose de savoir si la végétation est assez homogène pour qu'une estimation faite sur des échantillons de 2×2 dm^2 de surface puisse être utilisée pour une généralisation. La petite variabilité des chiffres trouvés dans des échantillons différents (tableau 2) nous semble résoudre cette question par l'affirmative.

Dans le cas de la végétation à *Erica* et *Calluna*, les résultats ont présenté des rapports

$$\frac{\text{évaporation de l'échantillon}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$$

fort variables. Ceci n'a pas lieu de nous étonner quand

on considère le peu d'homogénéité de ce type de groupement. Pour cette raison, nous n'avons pas pu utiliser le rapport de la même manière que pour le *Sphagnum*. Nous avons calculé la moyenne des rapports obtenus pendant toute la période d'observations et multiplié ce chiffre par le total des valeurs mesurées à l'évaporimètre.

5. RESULTATS DES OBSERVATIONS.

A. — Evaporation des végétations à Sphagnum papillosum.

Comme nous l'avons précisé, nous nous sommes intéressé à deux types de végétation à *Sphagnum papillosum*, l'un plus ou moins couvert d'*Erica*, de *Calluna* et d'*Eriophorum*, l'autre presque sans. Notre but est de connaître l'évaporation totale au cours de nos 2 mois d'observations pour ces deux types de végétation. Nous exprimons les résultats en millimètres d'eau, à la manière des mesures pluviométriques.

Chaque jour, nous avons mesuré l'évaporation de l'eau libre avec les deux évaporimètres installés dans le voisinage immédiat. En même temps, généralement 3 jours sur 5, nous avons fait la pesée de nos échantillons. On trouvera les résultats dans le tableau 3. Nous avons établi le rapport

$$\frac{\text{évaporation de l'échantillon}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$$

avec les chiffres obtenus pour ces jours.

Pour estimer ensuite l'évaporation aux jours où nous n'avons pas pu peser, nous avons procédé de la

manière suivante : D'abord, nous avons noté l'état hygrométrique de nos *Sphagnum*. Ensuite, nous avons pris la valeur moyenne pour toute la période d'observation du rapport

$$\frac{\text{évaporation de l'échantillon}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$$

correspondant à l'état du *Sphagnum* (voir tableaux 1 et 2) et enfin multiplié ce rapport par le chiffre de l'évaporimètre du jour en question. On voit au tableau 3 qu'un peu plus d'un quart de l'évaporation totale est estimé de cette manière.

Pour pouvoir généraliser les chiffres de l'évaporation à la tourbière entière, il faut encore tenir compte

TABLEAU 1.

Rapport $\frac{\text{évaporation du Sphagnetum en conditions variées}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$.

La teneur en eau du *Sphagnum* est indiquée par : HH=feuilles très humides; H=feuilles humides; S=feuilles sèches.

État du *Sphagnum*.	Nombre d'observations.	Millimètres évaporés par *Sphagnum*.	Millimètres évaporés par l'eau libre.	Rapport moyen.	Valeurs extrêmes constatées pour le rapport.
Coussin nu de *Sphagnum papillosum*.					
HH	6	51.5	32.3	**1.60**	1.50-1.80
H	16	56.4	53.2	**1.05**	0.90-1.30
S	10	31.0	39.1	**0 80**	0.55-0.95
Coussin de *Sphagnum papillosum* avec *Erica*, *Calluna* et *Eriophorum*.					
HH	5	31.3	25.9	**1.20**	1.15-1.35
H	15	54.7	48.2	**1.10**	1.00-1.25
S	13	41.0	48.0	**0.85**	0.70-1.00

du point suivant : Il a paru que parfois le tapis dans lequel l'échantillon était inséré ne se comportait pas au point de vue de la teneur en eau, de la même manière que la moyenne des tapis de *Sphagnum* dans la tourbière. Les observations en question sont présentées dans le tableau 3. Si l'on estime l'évaporation de ces coussins « moyens », aux jours où leur état différait de celui des échantillons, en utilisant les rapports

TABLEAU 2.

Valeurs moyennes des rapports $\frac{\text{évaporation du Sphagnetum}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$ trouvés dans chaque observation, arrangés selon les échantillons et selon l'état du *Sphagnum*.

Échantillons.	HH (feuilles très humides).		H (feuilles humides).		S (feuilles sèches).	
	Nombre d'observations.	Rapport moyen.	Nombre d'observations.	Rapport moyen.	Nombre d'observations.	Rapport moyen.
Coussin nu de *Sphagnum papillosum*.						
1	—	—	—	—	2	0.70
2	1	1.7	9	1.10	1	0.8
3	—	—	5	1.00	2	0.85
4	5	1.60	2	1.00	5	0.85
Coussin de *Sphagnum papillosum* avec *Erica*, *Calluna* et *Eriophorum*.						
1	—	—	—	—	2	0.85
2	1	1.2	1	1.0	1	0.7
3	—	—	8	1.15	—	—
4	—	—	4	1.10	5	0.90
5	4	1.20	2	1.05	5	0.85

TABLEAU 3.

Mesures de l'évaporation de l'eau libre et des coussins à *Sphagnum papillosum*.

HH = feuilles du *Sphagnum* sont très humides.
H = feuilles du *Sphagnum* sont humides.
S = feuilles du *Sphagnum* sont sèches.
* = évaporation estimée pendant une averse (voir texte).

Date	Evaporation de l'eau libre mm.	Coussin nu de *Sphagnum papillosum*					Coussin de *Sphagnum papillosum* avec *Erica* et *Calluna*				
		Etat du *Sphagnum*	Observé : Evaporation (mm.)	Observé : Rapport évaporation *Sphagnum* évaporation de l'eau libre	Calculé Evaporation (mm.)	Total (mm.)	Etat du *Sphagnum*	Observé : Evaporation (mm.)	Observé : Rapport l'évaporation *Sphagnum* évaporation de eau libre	Calculé Evaporation (mm.)	Total (mm.)
22.VI	(3 5)	S	3.1	0.90	—	—	S	3.3	0.95	—	—
22.VI	(5.5)	S	3.0	0.55	—	—	S	3.7	0.70	—	—
28.VI	3.1	H	—	—	3.3	3.3	H	—	—	3.4	3.4
29.VI	0.4	H	—	—	0.4	0.4	H	—	—	0.4	0. 4
29.VI	1.05	HH	1.8	1.7	—	1.8	HH	1.3	1.2	—	1.3
30.VI	2.55	H	3.3	1.30	—	3 3	H	2.5	1.0	—	2.5
30.VI	1.0	S	0.8	0.8	—	0.8	S	0.7	0.7	—	0.7
1.VII	1.6	H			1.7	1.7	H			1.7	1.7

4.VII.	1.0*	HH	—	—	1.6	1.6	H	—	—	1.2	1.2
5.VII	2.1	HH	—	—	3.4	3.4	HH	—	—	2.5	2.5
6.VII	4.05	H	—	—	4.3	4.3	H	—	—	4.5	4.5
7.VII	4.15	H	4.4	1.05	—	4.4	H	4.9	1.20	—	4.9
8.VII	2.2	H	2.2	1.00	—	2.2	H	2.8	1.25	—	2.8
8-10.VII	3.4	H	3.65	1.05	—	3.65	H	3.85	1.15	—	3.85
11.VII	1.35	H	—	—	1.4	1.4	H	—	—	1.5	1.5
12.VII	0.45*	HH	—	—	0.7	0.7	H	—	—	0.5	0.5
13.VII	2 1	H	—	—	2 2	2.2	H	—	—	2.3	2.3
14.VII	3.25	H	3.9	1.20	—	3.9	H	3.7	1.15	—	3.7
15.VII	3.45	H	4.0	1.15	—	4.0	H	4.0	1.15	—	4.0
16.VII	1.95	H	—	—	2.1	2.1	H	—	—	2.2	2.2
17.VII	3.9	H	—	—	4.1	4.1	H	—	—	4.3	4.3
18-19.VII	4.1	H	4.25	1.05	—	4.25	H	4.25	1.05	—	4 25
20.VII	3.55	H	3.9	1.10	—	3.9	H	3.9	1.10	—	3.9
21 VII	2.55	H	2.8	1.10	—	2.8	H	2.8	1.10	—	2.8
22.VII	0.70	H	—	—	0.7	0.7	H	—	—	0.8	0.8
22.VII	1.35	H	—	—	1.4	1.4	H	1.4	1.0	—	1.4
22-23.VII	5.2	S	4.9	0.95	—	4.9	S	5.2	1 00	—	5.2
24.VII	3.6	H	3.2	0.90	—	3.2	S	3.5	0.95	—	3 5

TABLEAU 3 (*suite*).

Mesures de l'évaporation de l'eau libre et des coussins à *Sphagnum papillosum*.

Date	Evaporation de l'eau libre mm.	Coussin nu de *Sphagnum papillosum*					Coussin de *Sphagnum papillosum* avec *Erica* et *Calluna*				
		Etat du *Sphagnum*	Observé : Evaporation (mm.)	Observé : Rapport évaporation *Sphagnum* évaporation de l'eau libre	Calculé Evaporation (mm.)	Total (mm.)	Etat du *Sphagnum*	Observé : Evaporation (mm.)	Observé : Rapport l'évaporation *Sphagnum* évaporation de eau libre	Calculé Evaporation (mm.)	Total (mm.)
25.VII	3.05	H	3.0	1.00	—	3.0	S	2.7	0.90	—	2.7
26.VII	2,25	H	2.2	1.00	—	2.2	S	2.0	0.90	—	2.0
27.VII	3.0	H	—	—	3.2	3.2	H	—	—	3.3	3.3
28.VII	3.9	H	4.2	1.10	—	4.2	H	4.9	1.25	—	4.9
29.VII	3.25	H	—	—	3.4	3.4	H	3.5	1.10	—	3.5
30.VII	4.0	H	4.4	1.10	—	4.4	H	4.5	1.10	—	4.5
31.VII	4.9	S	4.0	0.80	—	4.0	S	4.2	0.85	—	4.2
1.VIII	5 85	S	—	—	4.7	4.7	S	—	—	5.0	5.0
2.VIII	4.6	H	4.5	1.00	—	4.5	H	5.1	1.10	—	5.1
3.VIII	4.75	S	4.2	0.90	—	4.2	S	4.3	0.90	—	4.3
4.VIII	5.35	S	4.0	0.75	—	4.2	S	4.2	0.80	—	4.2

7.VIII	2.6	H	2.55	1.00		2.55	H	2 65	1.00	—	2.65
8.VIII	2.1	S	2.0	0.95	—	2.0	S	1.8	0.85	—	1 8
9.VIII	2.35	S	2.1	0.90	—	2.1	S	1.9	0.80	—	1.9
10.VIII	2.0*	HH	—	—	—	—	HH	—	—	2.4	2.4
11.VIII	2.0*	HH	—	—			HH	—	–	2.4	2.4
12.VIII	1.0	HH	—		—	-	HH	—	—	1.2	1.2
13.VIII	0.0	HH			—	—	HH		—	0.0	0.0
14.VIII	0.0*	HH	—		-	--	HH		—	0.0	0.0
15.VIII	1.35	HH	—	–	—	—	HH	--	—	1.6	1.6
10-15.VIII	(6.35*)	HH	9.4	1.50 *	—	9.4	HH	-	—	—	
16.VIII	3.0	HH		—	—	--	HH	—	–	—	—
17.VIII	0.85	HH	-	—	—	-	HH	—	—	—	—
18.VIII	2.8*	HH	—	-		-	HH	-		—	—
19.VIII	3 8	HH	—	-	-	—	HH	—	-	—	—
20.VIII	2.4	HH	—		—	—	HH	—	—		—
21.VIII	2.1	HH	—			—	HH		—	—	—
22.VIII	1.5*	HH	—			-	HH	—	-	-	—
22.VIII	1.1	HH	—	—	—	—	HH	—	—	—	—
15-22 VIII	(17.55*)	HH	28.15	1.60 *	—	28.15	HH	20.85	1.15 *	—	20.85
23-VIII	1.8	HH	2.8	1.6	—	2.8	HH	2.1	1.15	–	2.1

TABLEAU 3 (*suite*).

Mesures de l'évaporation de l'eau libre et des coussins à *Sphagnum papillosum*.

Date	Evaporation de l'eau libre mm.	Coussin nu de *Sphagnum papillosum*					Coussin de *Sphagnum papillosum* avec *Erica* et *Calluna*				
		Etat du *Sphagnum*	Observé : Evaporation (mm.)	Observé : Rapport évaporation *Sphagnum* évaporation de l'eau libre	Calculé : Evaporation (mm.)	Total (mm.)	Etat du *Sphagnum*	Observé : Evaporation (mm.)	Observé : Rapport l'évaporation *Sphagnum* évaporation de eau libre	Calculé : Evaporation (mm.)	Total (mm.)
23-VIII	0.3	HH	—	—	0.5	0.5	HH	—	—	0.3	0.3
24.VIII	2.1	HH	3.8	1.80	—	3.8	HH	2.5	1.20	—	2.5
25.VIII	3.45	HH	5.6	1.60	—	5.6	HH	4.6	1.35	—	4.6
26.VIII	0.0	HH	—	—	0.0	0.0	HH	—	—	0 0	0.0
27.VIII	2.9	HH	—	—	4.6	4.6	HH	—	—	3.5	3.5
28.VI-27.VIII	162.3			135.3	48.5	183.8		122.8		49.6	172.4

REMARQUES. — Les deux observations du 22.VI ne sont utilisées que pour la détermination du rapport

$$\frac{\text{évaporation du } \textit{Sphagnum}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$$

Certains jours l'état du *Sphagnum* en fagne était différent de celui de la touffe dans laquelle était inséré l'échantillon. Nous avons noté : pour le *Sphagnum* nu : 30.VI : H; 25.VII : S; 26.VII : S; 31.VII : H; 7.VIII : S; et pour le *Sphagnum* avec *Erica* et *Calluna* : 30.VI : H; 31.VII : H; 7.VIII : 7.VIII : S. Pour obtenir l'évaporation des coussins en conditions moyennes de la fagne, il faut ajouter aux chiffres présentés ici : pour le *Sphagnum* nu : +0.2, —0.6, —0.4, +1.1, —0.5 ou bien —0.2; pour le *Sphagnum* couvert : +0.3, +1.2, —0.4, soit +1.1.

moyens cités plus haut, on trouve, comme exposé au tableau 3, pour le Sphagnetum nu, une valeur totale de 183.6 mm. et pour le Sphagnetum couvert une valeur totale de 173.5 mm.

On constate que le *Sphagnum* avec *Erica* et *Calluna* présente une évaporation un peu plus faible que le *Sphagnum* nu.

Pour avoir une idée de la variabilité de l'évaporation dans le cadre de la tourbière tout entière, nous avons appliqué les rapports moyens aux endroits les plus secs de la fagne. L'état hygrométrique des *Sphagnum* vivants à ces endroits a été noté chaque jour. Le chiffre de l'évaporimètre, lu en même temps, était multiplié ensuite par le rapport moyen des deux mois, qui correspond à l'état constaté du *Sphagnum*. Cette estimation est présentée dans le tableau 4. On voit la même différence entre les tapis de *Sphagnum* avec *Erica* et *Calluna* et les tapis nus. Le total pour les deux mois est seulement un peu moins élevé qu'aux endroits d'humidité moyenne.

Concernant la végétation des espèces de petites sphaignes (*Sphagnum auriculatum* et *molluscum*, voir p. 33), des mesures ont été faites également.

Deux échantillons ont donné les rapports

$$\frac{\text{évaporation échantillon}}{\text{évaporation eau libre}}$$

suivants :

Feuilles humides : 1,15, 1,10, 1,20, 1,15, 1,10, 1,10.
Feuilles en voie de dessiccation : 1,00.
Feuilles sèches : 0,60, 0,70, 0,50, 0,2 (?), 0,75.

Quand on compare ces chiffres aux tableaux 1 et 2, il apparaît que les différences avec la végétation de *Sphagnum papillosum* ne sont pas considérables.

Nous n'avons pas continué ces mesures, car la surface occupée par ce groupement dans la tourbière est peu importante.

TABLEAU 4.

Estimation de l'évaporation des coussins de *Sphagnum papillosum*.

Endroit sec en Fagne wallonne, 28.VI-27.VIII.1938.

	État du *Sphagnum*.	Évaporation de l'eau libre.	Évaporation estimée du *Sphagnum* nu.	Évaporation estimée du *Sphagnum* couvert.
		mm.	mm.	mm.
28-29.VI	H	4.55	4.8	5.0
30.VI	S	3.55	2.8	3.0
1-19.VII	H	43.55	45.7	47.9
20-26 VII	S	22.25	17 8	18 7
27.VII	H	3.0	3.2	3.3
28.VII	S	3.9	3.1	3.3
29.VII	H	3.25	3.4	3.6
30-9.VIII	S	43.75	35.0	37.2
10-27.VIII	HH	34.45	55.1	41.4
		162.3	170.9	163.4

B. — Evaporation des végétations à Erica et Calluna sans Sphagnum.

L'évaporation que nous mesurons dans le cas de la végétation à Ericacées est la résultante de deux phénomènes : la transpiration des plantes et l'évaporation directe de l'eau du sol et de l'eau de pluie tombée sur les branches et les feuilles. Cette eau tombée sur les feuilles s'évapore rapidement après la pluie, à tel point que parfois elle n'atteint pas le sol.

On conçoit que dans ces conditions il y ait des à-coups dans nos mesures d'évaporation. En outre, la couche d'humus à branches mortes qui repose sur la

TABLEAU 5.

Observations sur la végétation à *Erica* et *Calluna* avec *Eriophorum*.

ECHANTILLON.	Nombre d'observations.	Évaporation de l'eau libre. (mm.)	Évaporation des échantillons. (mm.)	Rapport *évaporation de l'échantillon* évaporation de l'eau libre.	Valeurs extrêmes du rapport trouvées dans les observations individuelles.
1. *Calluna*, pas très dense, avec peu de *Polytrichum*	8	26.65	22.30	0.85	0.60-0.90
2. *Calluna*, densité normale	7	30.15	11.8	0.40	0.35-0.50
3. *Calluna*, grande touffe	4	16.85	9.5	0.55	0.50-0.65
4. *Calluna* et *Erica* mélangées. Période très humide	3	7.35	8.8	1.20	1.15-1.30
5. *Erica* avec *Calluna*, pas très dense.	7	25.25	12.1	0.50	0.40-0.60
6 *Erica*, densité normale, très exposée au vent	6	22.55	20.65	0.90	0.85-1.00
7. *Erica*, densité normale. Période très humide	3	7 50	8.4	1.10	1.05-1.3
TOTAL. . .	38	136.3	93.55	0.70	0.35-1.30

tourbe se présente à première vue comme très variable en humidité. Enfin, la densité de cette végétation est fort peu homogène.

Toutes ces circonstances expliquent la variabilité des chiffres obtenus qui sont rassemblés dans le tableau 5. Les facteurs influençant la variabilité du rapport

$$\frac{\text{évaporation de l'échantillon}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$$

ne nous sont pas aussi bien connus que ceux influençant ce même rapport pour le *Sphagnum*. Pour cette raison, nous avons nécessairement utilisé une méthode de calcul plus globale que pour le *Sphagnum*. Pour obtenir le chiffre total de l'évaporation, nous avons multiplié le total de l'évaporimètre par le rapport moyen trouvé pour tous les échantillons décrits au tableau 5. Ce chiffre total est de $0{,}70 \times 162{,}3$ mm. $= 144$ mm.

Les chiffres présentés ici seront utilisés plus tard dans la comparaison que nous ferons avec d'autres types de végétation (p. 71).

C. — Quelques mesures sur l'absorption de la radiation solaire par les coussins de Sphagnum papillosum et sur leur température.

Comme nous le verrons plus loin, les corrections nécessaires pour comparer nos chiffres d'évaporation à ceux de la littérature exigent quelques connaissances du régime des températures de la surface du *Sphagnum*. Dans ce but, il y a quelque intérêt à connaître les pouvoirs absorbants de radiation lumineuse par les coussins de *Sphagnum*.

Firbas (1931) assume que la surface des *Sphagnum*, ainsi que celle de la plupart des végétations fonctionnent comme « surface active extérieure », c'est-à-dire comme surface

TABLEAU 6.

Passage de la lumière visible au travers d'un coussin de *Sphagnum papillosum* et de quelques autres végétations.

	Lumière passée.
Sphagnum papillosum :	—
Sommets des plantes; épaisseur 1-1 ½ cm. .	2.5-4.5 %
Couche de *Sphagnum*; épaisseur 4 cm. . . .	0.5-0.8 %
Couche de *Sphagnum*; épaisseur 10 cm. . .	< 0.025 %
Calluna, de 2 à 3 dm. de hauteur :	
Sans sous-végétation	16-25 %
Avec sous-végétation de *Polytrichum* . . .	30-40 %
Avec sous-végétation de *Sphagnum recurvum.*	30-50 %
Avec sous-végétation de *Sphagnum papillosum*	15-60 %
Erica, de 2 à 3 dm. de hauteur :	
Sans sous-végétation	12 %
Avec sous-végétation de *Sphagnum papillosum*	15-70 %
Calluna et *Erica*, mélangées :	
Sans sous-végétation	3-5 %
Avec sous-végétation de *Sphagnum papillosum*	55-70 %
Picea, bois d'environ 60 ans :	
Sur le sol	3-10 %

absorbante pendant le jour et, par conséquent, rayonnante pendant la nuit.

Nous avons fait quelques mesures de passage de lumière au travers du *Sphagnum* et à travers quelques autres végétations pour avoir des données chiffrées sur ce phénomène.

Les mesures sont faites avec une cellule photoélectrique à sélénium sensible pour toute la lumière visible (entre 700 et 300 m. μ, sensibilité maximale à 570 m. μ; marque Metraphot).

Dans le cas du *Sphagnum*, il est difficile d'obtenir des

mesures sans changer la structure des coussins. Dans ce but, les plantes sont découpées d'un coussin et arrangées dans un cristallisoir de la même surface que l'endroit dénudé (diamètre 15 cm.). Diverses épaisseurs de *Sphagnum* sont examinées. Pour les épaisseurs de 4-10 cm. un carton empêche l'entrée latérale de la lumière. Le passage de la radiation à travers plantes et cristallisoir est comparé au passage à travers un cristallisoir vide ayant les mêmes qualités absorbantes (éventuellement muni d'un carton latéralement).

Les mesures sont effectuées par temps voilé.

Les résultats sont présentés dans le tableau 6. La surface des coussins de *Sphagnum papillosum* absorbe donc 95,5-97,5 % de la radiation visible sur 1,5 cm. d'épaisseur. Comparée aux autres végétations et aussi à celle de Graminées examinée par Angström (1925), les coussins de *Sphagnum papillosum* se distinguent par une absorption forte, qui est localisée à une couche de 1,5 cm. d'épaisseur, tandis que cette couche est de plusieurs décimètres dans la plupart d'autres végétations, comme on peut le voir dans les chiffres d'Angström et même déjà par simple observation à l'œil.

Le fait que la surface des tapis de *Sphagnum* constitue la surface extérieure active des météorologistes implique qu'elle sera plus chaude que la température météorologique (air à 1,5-2 m.) pendant le jour, et plus froide pendant la nuit. Ces températures extrêmes sont causées par le jeu alternatif d'absorption et de rayonnement. Les mesures de température prises par Firbas (1931) démontrent cela quant aux conditions pendant le jour.

Nous présentons ici une série d'observations que nous avons faites dans la Fagne wallonne.

Ces mesures ont été faites avec un thermomètre à mercure, dont le réservoir fut protégé de la radiation par les sommets du *Sphagnum*. Quoique avec le thermomètre à mercure on ne puisse mesurer la température exacte de la surface (Geiger, 1927), on obtient cependant des indications sur l'allure du phénomène.

Nous avons ainsi mesuré la température à une profondeur comprise entre 2 et 7 mm. Pour la température de l'air, nous avons utilisé un psychromètre d'aspiration selon ASSMAN.

Les mesures présentées dans la figure 10 ont été faites pendant un jour clair en juin 1938. Seulement, entre 20 heures et 22 h. 30, il y eut un léger voile de nuages élevés.

A cause du temps clair, les mesures ont démontré, d'une manière très nette, le phénomène décrit.

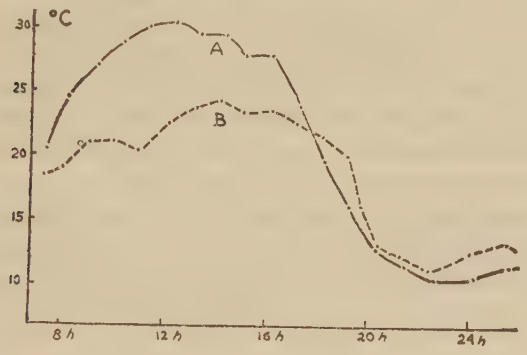


FIG. 10.

A : Température du *Sphagnum* (de —2 mm. à —7 mm) (moyenne de quatre stations).
B : Température de l'air (voir le texte).

Par temps couvert, la température du *Sphagnum* n'a pas différé, pendant le jour, de plus de 1° ou 2° par rapport à la température de l'air (diverses observations, juin et juillet 1938).

Ces observations nous permettent de constater que pour le *Sphagnum*, nous sommes dans les mêmes conditions que divers auteurs (GEIGER, 1927; SCHUBERT, 1930; VON HANN, 1922) ont décrites à propos d'autres terrains couverts d'une végétation (par exemple de Graminées) ou bien découverts.

Cette analogie nous conduit à transposer, pour les coussins de *Sphagnum*, certaines conclusions des mêmes auteurs concernant la température moyenne journalière

de la surface extérieure active et des couches inférieures de l'air. Des exemples nombreux leur ont montré que ces températures moyennes sont plus élevées que celle de l'air à 1^m50 ou à 2 m. Cette différence est surtout marquée en été, quand l'irradiation est prépondérante. Nous nous servirons de cette particularité pour l'établissement des formules de correction, qui nous permettront de comparer nos chiffres avec ceux obtenus dans la plaine.

Une autre conséquence de la nature de la surface extérieure active nous sera utile également. Selon VON HANN (1926, p. 56), la différence entre la température du sol et celle de l'air sera plus grande à mesure que le lieu d'observation sera plus élevé, en d'autres termes, le gradient d'altitude de la température du sol sera plus faible que celui de la température de l'air à 2 m. VON HANN constate un rapport de 3 : 4, mais il faut dire qu'on n'a déterminé ce gradient que dans peu de cas.

Pour notre cas, cela implique que le gradient entre les températures d'un tapis de *Sphagnum* dans la plaine et sur le Haut-Plateau sera plus faible que celui entre les températures de l'air dans ces deux endroits.

6. DISCUSSION.

Nous allons discuter spécialement la valeur des résultats obtenus dans les mesures d'évaporation réalisées sur la végétation de la tourbière Fagne wallonne.

Ce n'est qu'en comparaison avec les chiffres d'évaporation d'autres végétations que nos résultats prendront leur signification. Comme cette comparaison ne pouvait pas être faite d'après les observations directes sur le même terrain dans le même climat, nous ferons appel aux résultats de la littérature.

Malheureusement cette comparaison devient assez difficile, parce que :

1° La littérature sur ce sujet est dispersée et pas très abondante;

2° Les mesures présentées proviennent de régions diverses de plaine (altitude 0-100 m.);

3° Notre période d'observations est très courte; elle nous oblige à tenir compte des particularités météorologiques qui ont caractérisé cette période.

A la suite de ces difficultés, *les conclusions qui apparaîtront de cette comparaison devront être considérées comme préliminaires.*

A. — Corrections.

Avant d'établir la comparaison, il est nécessaire de faire quelques corrections pour éliminer l'influence du climat particulier du Haut-Plateau et celle des particularités météorologiques de la période de nos observations.

Malheureusement ces corrections sont très approximatives, parce que plusieurs des facteurs influençant l'évaporation ne sont pas mesurés.

Nous nous sommes nécessairement contenté de faire quelques hypothèses sur la valeur probable des facteurs de correction.

a) Corrections concernant l'influence du climat local du Haut-Plateau.

L'évaporation d'un système déterminé sous des facteurs météorologiques variables peut être calculé — si l'on néglige l'action du vent — d'après la formule générale

$$E = k\,(1+\alpha t)\,(H_s - h)\,\frac{760}{B}.$$

E = évaporation;

k = constante;

t = température du système évaporant;

H_s = humidité maximale à la température du système évaporant;

h = humidité absolue de l'air;

B = pression atmosphérique.

De cette formule on pourrait dériver certaines corrections indispensables à nos comparaisons. Cependant, nous savons que cette formule implique que le système évaporant ne varie pas pendant les observations. Il est évident que les plantes supérieures, avec leur régulation physiologique de l'évaporation (« transpiration »), ne peuvent pas être considérées comme un système fixe. Pourtant, en ce qui concerne le *Sphagnum*, les régulations physiologiques de l'évaporation ont sûrement très peu d'importance. Pour cette raison, la formule ne peut être appliquée qu'au *Sphagnum* et avec grande prudence. Les résultats de la végétation des Éricacées ne seront pas discutés à ce point de vue.

Pour réduire l'évaporation de la végétation à *Sphagnum* à la valeur qu'elle aurait sous un autre climat, il faut la muliplier par :

$$\frac{(1+\alpha t)_{\text{plaine}} \cdot (H_s - h)_{\text{plaine}} \cdot B_{\text{Haut-Plateau}}}{(1+\alpha t)_{\text{Haut-Plateau}} \cdot (H_s - h)_{\text{Haut-Plateau}} \cdot B_{\text{plaine}}}$$

Comme station de la plaine nous avons choisi, pour des raisons pratiques, la Station néerlandaise de Maestricht (altitude : 49 m.; distance de la Fagne wallonne : 46 km.).

La différence de quelques degrés de température n'influencera pas le terme $\frac{(1+\alpha t)_{\text{plaine}}}{(1+\alpha t)_{\text{Haut-Plateau}}}$ d'une manière appréciable. Le terme $\frac{B_{\text{Haut-Plateau}}}{B_{\text{plaine}}}$ est égal à $\frac{700}{755} = 0{,}94$.

Plus difficile est l'estimation du terme $\frac{(H_s - h)_{\text{plaine}}}{(H_s - h)_{\text{Haut-Plateau}}}$.

D'abord, il y a peu d'information sur h (humidité de l'air) au Haut-Plateau. La station météorologique de la Baraque Michel ne la mesure pas. Il n'y a que les observations allemandes de 1898-1910, faites sous la direction de Polis (1898-1910), à une station secondaire installée au Mont-Rigi (altitude 680 m.), distante de 3 km. du terrain de nos observations. Ces chiffres et ceux de Maestricht pour la même époque sont présentés dans le tableau 7.

TABLEAU 7.

Humidité absolue (h) et pression de saturation de l'air (H) pour Mont-Rigi et pour Maestricht, selon Polis (1898-1910) et le « Jaarboek (1898-1910).

(H et *h* en mm. de mercure.)

Année	JUILLET				AOUT			
	Mont-Rigi		Maestricht		Mont-Rigi		Maestricht	
	H	*h*	H	*h*	H	*h*	H	*h*
1898	10.1	8.5	15.0	10.4	13.5	10.6	19.5	14.0
1899	11.8	10.2	18.2	12.9	13.1	10.2	18.2	12.4
1900	13.2	11.2	20.2	14.7	11.3	9.9	16.3	13.2
1901	13.4	10.3	20.5	14.1	11.4	9.8	17.5	12.5
1902	11.6	9.6	16.9	11.5	10.4	9.3	15.5	11.8
1903	11.2	10.1	16.8	13.0	10.8	9.9	15.8	12.7
1904	14.2	12.0	20.5	13.0	11.8	10.6	17.2	11.6
1905	13.4	12.0	18.3	12.7	11.4	10.8	16.2	10.8
1906	12.1	10.4	16.9	12.0	12.2	10.5	17.0	11.7
1907	9.5	8.6	13.7	9.6	11.2	9.9	15.5	10.6
1908	12.4	10.5	16.6	11.5	10.4	9.4	14.4	10.5
1909	10.2	9.4	13.7	10.1	12.1	10.6	16.1	11.3
1910	10.5	9.4	14.4	10.7	10.7	9.5	15.5	10.7
Moyen	11.8	10.2	17 1	12.0	11.6	10.1	16.5	11.8

Ensuite, la valeur de H_s est très difficile à déterminer. Il faut connaître, pour cela, la température de la surface évaporante. Nous savons que celle-ci est difficile à mesurer.

Pour cette raison, nous ne réussirons qu'à faire une estimation très approximative de H_s. Cette estimation est basée sur les chiffres de température de l'air observée à Maestricht et au Mont-Rigi. Pour dériver de ceux-ci les

TABLEAU 8.

Valeurs probables du terme de correction $\frac{(H_s - h)\ \text{Maestricht}}{(H_s - h)\ \text{Mont-Rigi}}$ basées sur les écarts probables entre la température moyenne du système évaporant (t_s) et celle de l'air (t_{air}).

(Voir le texte.)

	Conditions à Maestricht (M)				Conditions au Mont-Rigi (MR)													
					Supposé que le gradient vertical de t_s soit 0.55° par 100 m.					Supposé que le gradient vertical de t_s soit 0.65° par 100 m.					Supposé que le gradient vertical de t_s soit 0.75° par 100 m.				
	t	H (mm.)	h (mm.)	H − h	t	H (mm.)	h (mm.)	H − h	$\frac{(H-h)_M}{(H-h)_{MR}}$	t	H (mm.)	h (mm.)	H − h	$\frac{(H-h)_M}{(H-h)_{MR}}$	t	H (mm.)	h (mm.)	H − h	$\frac{(H-h)_M}{(H-h)_{MR}}$
Conditions de l'air. Selon les observations de POLIS (1898-1910) et du *Jaarboek* (1898-1910). . . .	19.3°	16.8	11.9	4.9	13.6°	11.7	10.1	1.6	3.1	13.6°	11.7	10.1	1.6	3.1	13.6°	11.7	10.1	1.6	3.1
Conditions probables du système évaporant. Supposons qu'à Maestricht $t_s = t_{air} + 1°$.	20.3°	17.9	11.9	6.0	16.9°	14.4	10.1	4.3	**1.39**	16.2°	13.8	10.1	3.7	**1.62**	15.6°	13.3	10.1	3.2	**1.87**
— — $t_s = t_{air} + 3°$.	22.3°	20.2	11.9	8.3	18.9°	16.4	10.1	6.3	**1.32**	18.2°	15.8	10.1	5.7	**1.46**	17.6°	15.1	10 1	5.0	**1.66**
— — $t_s = t_{air} + 5°$.	24.3°	22.8	11.9	10.9	20·9°	18.5	10.1	8.4	**1.30**	20.2°	17.8	10.1	7.7	**1.43**	19.6°	17.0	10.1	6.9	**1.58**

températures probables du système évaporant dans la plaine, il faut considérer deux points :

1° Que la température moyenne du système évaporant sera d'un ou de quelques degrés plus élevée que celle de l'air, comme nous l'avons établi plus haut (p. 60);

2° Que cette différence sera plus grande au Haut-Plateau que dans la plaine (p. 60).

Les valeurs exactes de ces écarts ne sont pas connues. Cependant, il nous a paru intéressant de reconstituer, à partir des chiffres moyens de température de l'air, les températures probables des surfaces évaporantes du *Sphagnum*. Comme base de cette estimation, nous avons assumé que l'écart entre les températures de l'air et de la surface soit compris entre 1° et 5° et que le gradient d'altitude pour la température du *Sphagnum* soit entre 0,55° et 0,75° par 100 m. (c'est-à-dire environ les trois quarts du gradient de la température de l'air, qui, entre Maestricht et Mont-Rigi, était de 0,90° par 100 m. pendant l'époque des observations citées [1898-1910]). Ce cas est présenté au tableau 8 et il nous donne ainsi une série de valeurs de H_s.

D'après ce tableau il est maintenant possible de calculer notre formule, qui était $\frac{(H_s - h)_{\text{plaine}}}{(H_s - h)_{\text{Haut-Plateau}}}$

Les résultats sont frappants, car on constate que, quelles que soient les valeurs supposées exprimant les différences de température entre l'air et le *Sphagnum*, le rapport $\frac{(H_s - h)_{\text{plaine}}}{(H_s - h)_{\text{Haut-Plateau}}}$ ne varie qu'entre 1,30 et 1,87.

Calculons maintenant la valeur de notre formule entière (p. 61) :

$\frac{1+\alpha t}{1+\alpha t}$ sera mis égal à 1, comme déjà dit;

$\frac{B_{\text{Haut-Plateau}}}{B_{\text{plaine}}} = 0{,}94$;

$\frac{(H_s - h)_{\text{plaine}}}{(H_s - h)_{\text{Haut-Plateau}}}$ de 1,30 à 1,87.

La valeur probable du terme par lequel il faut multiplier les chiffres observés de l'évaporation des végétations à *Sphagnum* devient donc égale à $0,94 \times 1,30$, ou bien à $0,94 \times 1,87$; donc de 1,22 à 1,76.

L'évaporation de nos groupements de *Sphagnum* sans plantes supérieures peut être évaluée comme suit :

En conditions moyennes d'humidité : valeur probable corrigée à la plaine : $1,22$ à $1,76 \times 184$ mm. $= 224$ à 324 mm.

En conditions sèches : 1,22 à 1,76 $\times$ 184 mm. = 209 à 301 mm.

Il va sans dire que cette correction n'est applicable qu'au cas où la quantité d'eau présente est la même dans la plaine que sur le Haut-Plateau. Or, la pluviosité au plateau de la Baraque Michel est, en moyenne, de 1.200 mm. par an (Van der Linden, 1927), tandis que dans la plaine belge et néerlandaise des valeurs de 500 à 800 mm. sont trouvées. Cependant, cela n'implique pas que l'évaporation, dérivée des observations du Haut-Plateau, est anormalement haute à cause de la grande quantité d'eau présente dans le *Sphagnum*. Il faut considérer que le Sphagnetum de la plaine est surtout situé à un endroit presque plat ou bien dans une cuvette, où ils reçoivent des eaux de la surface des environs et que, d'autre part, le Sphagnetum de la Fagne wallonne se trouve sur une pente et perd, par suite, une partie de son eau.

b) **Corrections concernant les particularités météorologiques de la période de nos observations.**

Maschhaupt signale les petites fluctuations de l'évaporation du sol (nu ou couvert de végétation) d'une année à l'autre.

Pour savoir si le chiffre trouvé par nous peut être considéré comme chiffre normal, nous allons rechercher, ici, si la période envisagée entre le 28 juin 1938 et le 27 août 1938 a été une période plus ou moins normale, ou bien exceptionnelle au point de vue météorologique.

La pluviosité à la station de la Baraque Michel s'est comportée comme suit :

28 juin-27 juillet : 125,6 mm. (normale pour juillet . . . 119 mm.).
28 juillet-27 août : 108,4 mm. (normale pour août . . . . 114 mm.).

Total : 234,0 mm. (normale pour juillet et août. 233 mm.).

Du fait que la pluviosité a été presque normale, on peut conclure que la quantité d'eau présente dans les sphaignes n'a pas été anormale.

L'insolation a été trop faible pendant toute la période des observations. Uccle rapporte :

Pour juillet 1938. . . . 177 h. 15′ (normale : 203 h.);
Pour août 1938. . . . . 193 h. 35′ (normale : 201 h.);

370 h. 50′ (normale : 404 h.).

Comme l'insolation cause l'écart de température entre le sol (ou bien le *Sphagnum*) et l'air, qui, à son tour, détermine la valeur de $(H_s - h)$, importante pour l'évaporation (voir p. 61), ce chiffre trop faible sera accompagné par une évaporation un peu trop faible.

La température a été un peu plus basse que la normale pendant le mois de juillet et un peu plus élevée pendant le mois d'août. La station de la Baraque Michel a enregistré comme minima et maxima moyens :

Pour juillet 1938 . . 9,1°-18,0° (val. norm. : 10,0-19,1);
Pour août 1938 . . . 10,7°-19,7° (val. norm. : 10,2-19,2);

En moyenne . . . . . 9,9°-18,8° (val. norm. : 10,1-19,2).

En ce qui concerne l'humidité de l'air, nous ne disposons que des chiffres d'humidité relative à Uccle :

Pour juillet 1938 . . . . . 81 % (normale : 76 %);
Pour août 1938 . . . . . 83 % (normale : 80 %);

En moyenne . . . . . 82 % (normale : 78 %).

A cause de la différence de la température entre le système évaporant et l'air, la valeur de ($H_s - h$) ne sera guère influencée par cette petite anormalité d'humidité relative.

En somme, il nous semble que nos valeurs trouvées pour l'évaporation sont un peu plus faibles que les valeurs normales. Nous les utiliserons, dans notre comparaison, sans une correction spéciale pour les particularités météorologiques de la période de nos observations.

B. — Comparaison de l'évaporation du Sphagnetum avec celle d'autres végétations et terrains.

Nous avons trouvé des chiffres d'évaporation concernant la Belgique, la Hollande, l'Angleterre et l'Allemagne. Les différences climatiques de ces pays sont considérables; cependant, Maschhaupt (1938, p. 93, 110) a démontré que pour des sols comparables à Rotchamsted (Angleterre), Göttingen (Allemagne), Versailles (France) et Groningue (Pays-Bas), l'évaporation ne diffère guère. Cette considération peut, à notre avis, justifier la comparaison que nous allons faire.

D'un autre côté, ce sont surtout des sols couverts de végétations herbacées d'importance économique qui ont été observés. Les végétations forestières ne fournissent que très peu d'information à cause des difficultés techniques.

Les chiffres dont on dispose sur ce chapitre (Vater, 1923; Burger, 1925 et Zon, 1927) sont tous basés sur les vieilles recherches de Von Höhnel (1879-1881). Cet auteur a mesuré pendant deux saisons la transpiration relative d'arbres très jeunes. Pour trouver la transpiration d'une forêt, on a appliqué ces chiffres aux arbres adultes. Quoique les

TABLEAU 9.

Évaporation de quelques végétations et terrains pendant les mois de juillet et d'août.

Terrain et végétation	Lieu d'observation	Années	Évaporation pendant juillet et août mm.	Remarques	Références
Sable nu.	Eberswalde (pr. de Berlin)	1929-1932	55	Climat plus sec.	Bartels (1933).
Sol nu argileux.	Rothamsted (Angleterre)	1883-1934	97	Climat plus sec.	Maschhaupt (1938).
Sable avec graminées.	Eberswalde (pr. de Berlin)	1929-1937	120		Bartels (1933).
Terre noire humeuse.	Oude Wetering (Pays-Bas)	1877-1882	132		Jaarboek (1882).
Prairie sur argile.	Wageningen (Pays-Bas)	1910	116-135, moy. 123	Nappe aquifère à niveaux fixés de — 40 cm, — 60 cm., 80 cm. L'été de 1911 a été très sec; l'évaporation mesurée sera anormalement élevée à cause de la réserve d'eau artificielle.	Pitsch (1913).
Prairie sur argile.	Wageningen (Pays-Bas)	1911	128-152, moy. 143		
Prairie pr la fenaison.	Wageningen (Pays-Bas)	1910	159-195		
Prairie pr la fenaison.	Wageningen (Pays-Bas)	1911	149-251		
Terre cultivée.	Groningen (Pays-Bas)	1919-1933	170	Voir le texte.	Maschhaupt (1938).
Lac d'eau saumâtre.	Zuiderzee (Pays-Bas)	1933-1935	189		Braak (1936).
Prairie sur terre noire humeuse.	Oude Wetering (Pays-Bas)	1877-1882	215		Jaarboek (1882).
Coussin nu de *Sphagnum papillosum* Endroit d'humidité moyenne.	Fagne wallonne (Belgique; Alt. 625 m.)	1938	224-324	Valeurs corrigées à la plaine.	Ce travail (1939).

valeurs relatives qu'on a trouvées soient intéressantes (1), cette application nous semble un peu osée pour obtenir des chiffres absolus. Car on sait que l'insolation, l'exposition au vent, l'humidité entre les feuilles et les propriétés physiologiques subissent de grandes modifications pendant la croissance.

Dans nos cas, il serait d'ailleurs assez difficile d'utiliser ces chiffres, parce qu'ils sont trouvés sous le climat de l'Autriche, assez différent du nôtre, et parce que l'évaporation du sol ainsi que la quantité d'eau de pluie, qui est évaporée par les feuilles et les tiges avant d'avoir atteint le sol, ne sont que partiellement connues. Dans ces conditions, nous ne pourrons pas considérer les chiffres d'évaporation des végétations forestières.

Nous avons rassemblé dans le tableau 9 les informations recueillies dans les différents auteurs, sur l'évaporation de quelques tapis végétaux et terrains, qui y sont brièvement caractérisées et localisées. Comme déjà dit, ces chiffres sont trouvés dans la plaine. Les valeurs des tapis de *Sphagnum* y figurent corrigées.

Les chiffres de Maschhaupt (1938) pour terre cultivée concernent des végétations de Pommes de terre, d'Avoine, de Froment, de Pois, de Betteraves fourragères, de Lin avec Trèfle, de Trèfle rouge et de Sénevé. Selon cet auteur (p. 163), la consommation d'eau par ces plantes, en densité de culture normale, ne diffère presque pas.

Il nous semble que le tableau justifie la conclusion que parmi les végétations herbacées, la végétation

(1) Burger a calculé comme transpiration *annuelle* d'une forêt centenaire : pour l'épicéa : 224-240 mm.; pour le hêtre : 207-230 mm.; pour le chêne : 120 mm.; pour le pin : 47 mm. Remarquons cependant que l'évaporation des feuillus ne concerne effectivement que les six mois de feuillaison; tandis que celle des conifères comme l'épicéa se produit pendant toute l'année.

à *Sphagnum papillosum* des hautes tourbières de la Baraque Michel doit être comptée parmi celles qui évaporent le plus. D'autres végétations marécageuses ne fournissent malheureusement pas encore de résul-

TABLEAU 10.

Évaporation comparative de quelques groupements de végétation en Fagne wallonne, 28.VI-27.VIII.1938.

(Valeurs non corrigées à la plaine.)

Groupement de végétation.	Évaporation en mm.
Calluna, *Erica* et *Eriophorum*.	114
Sphagnum papillosum, coussin nu; endroit d'humidité normale	184
Sphagnum papillosum, coussin nu; endroit sec.	171
Sphagnum papillosum, coussin couvert de *Calluna* et *Erica* en densité petite; endroit d'humidité normale	172
Sphagnum papillosum, coussin couvert de *Calluna* et *Erica* en densité petite; endroit sec.	163

tats et par conséquent nous ne pouvons savoir avec certitude la position de notre végétation parmi elles.

Nous pouvons tirer de nos propres observations sur *Erica* et *Calluna* la possibilité de comparer notre végétation de *Sphagnum* avec d'autres de la même tourbière. On trouvera au tableau 10 les chiffres non corrigés pour la plaine. On constate que, dans ce cas, *Sphagnum* nu évapore plus que *Calluna*. Les chiffres sont dans le rapport de 5 à 3.

7. CONCLUSIONS.

Les végétations que nous avons étudiées du 28 juin au 27 août 1938, au point de vue de l'évaporation dans la tourbière Fagne wallonne, située sur le Haut-Plateau de la Baraque Michel en Belgique, nous ont donné les résultats que voici :

1. Les coussins nus de *Sphagnum papillosum* ont une évaporation qui, d'après notre essai de correction par rapport au climat de la plaine, est d'un ordre de grandeur légèrement supérieur à celui des végétations herbacées qui évaporent le plus (prairie) d'après les quelques mesures que l'on possède à l'heure actuelle.

2. Dans une même tourbière et dans les mêmes conditions météorologiques, les végétations à *Sphagnum papillosum* couverts d'*Erica*, *Calluna*, etc. évaporent seulement un peu moins (6,5 %) que celles de *Sphagnum* nu.

3. Dans une même tourbière et dans les mêmes conditions météorologiques, l'évaporation des végétations d'*Erica*, *Calluna*, etc. sans *Sphagnum* est environ 40 % plus petite que celle du *Sphagnum* nu.

4. Il en résulte que les parties croissantes de hautes tourbières où le Sphagnetum (coussins nus de *Sphagnum papillosum* ou coussins traversés par *Calluna*, *Erica* et *Eriophorum*) sont des endroits de remarquable évaporation. Les parties « mortes », couvertes d'Ericacées sans sous-végétation de *Sphagnum*, ne se distinguent pas par une évaporation extraordinaire, quoiqu'elle soit loin d'être petite.

5. La question de savoir si une tourbière en général est un lieu de forte évaporation sera résolue par l'examen des pourcentages des types de végétation occupant le sol. Dans la tourbière Fagne wallonne,

aujourd'hui, seulement 20 % de la surface sont couverts par *Sphagnum*, 59 % par *Calluna* sans *Sphagnum*.

6. Les endroits où ces végétations à *Sphagnum* caractérisées par une forte évaporation sont dominantes subissent une perte considérable de chaleur latente, par rapport aux végétations moins évaporantes. Par conséquent, les maxima et les minima de température sont plus bas et produisent de faibles moyennes de température météorologique.

7. Le drainage progressif des tourbières du Haut-Plateau a incontestablement provoqué la diminution des surfaces couvertes de Sphagnetum (transformation en Callunetum, en Molinietum, en plantations de bois d'Epicéa). Bouillenne (1933, 1938) a émis l'hypothèse que cette modification de la flore avait pour conséquence de diminuer l'évaporation. Pour le cas de la transformation du Sphagnetum en Callunetum, nous confirmons cette hypothèse. En ce qui concerne le Molinietum et le bois d'Epicéa, aucune mesure n'est encore disponible.

8. Tandis que dans beaucoup de végétations herbacées, l'absorption de la lumière se fait à travers une couche de quelques décimètres d'épaisseur, cette couche ne dépasse pas 1,5 cm. dans le cas des coussins de *Sphagnum papillosum*.

8. REFERENCES.

Angström, A., 1925 : The albedo of various surfaces of ground (*Geogr. Annaler*, 1925, 323).

Bartels, I., 1933 : Verdunstung, Bodenfeuchtigkeit und Sickerwasser unter natürlichen Verhältnissen (*Zs. f. Forst- u. Jagdwesen*, **65**, 204).

Braak, C., 1936 : Het klimaat van Nederland, E. Verdamping (*Kon. Nederl. Met. Inst. Meded. en Verhand.*, **102**).

BOUILLENNE, R., 1926 : Évolution récente de la végétation des Hautes-Fagnes du plateau de la Baraque Michel en Belgique (*Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **53**, 1).

— 1933 : Les eaux des tourbières du plateau de la Baraque Michel (*Ann. Soc. Géol. Belg.*, **57**, 80).

BOUILLENNE, R. et M., 1935 : Contribution à la Phytogéographie des Hautes-Fagnes en Belgique (*Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **68**, 1). Gembloux.

BOUILLENNE, R., 1938 : Le futur parc national des Hautes-Fagnes (*Hautes-Fagnes*, 1938, n° 1, 175 p.).

Bulletin climatologique mensuel (*Inst. roy. Météor. de Belg.*, juin, juillet et août 1938).

BURGER, H., 1925 : Die Transpiration unserer Waldbäume (*Zs. f. Forst- u. Jagdwesen*, **57**, 473).

FIRBAS, F., 1931 : Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen (*Pringsheims Jahrb.*, **74**, 459).

GEIGER, R., 1927 : *Das Klima der bodennahen Luftschicht.* Braunschweig.

HANN, J. (VON), 1926 : *Lehrb. d. Meteorologie.* Leipzig.

HELMS, A. et JØRGENSEN, C. A., 1924 : Temperaturforholdene paa Maglemoose og deres Betydning for Vegetationen (*Botanisk Tidsskrift*, **38**, 269).

HÖHNEL, F. (VON), 1879-1881 : Ueber die Transpirationsgrössen der forstlichen Holzgewächse, mit Beziehung auf die forstlich meteorol. Verhältnisse (*Mitt. Förstl. Untersuchwesen Österreichs*, **2**, 1-3).

HOMÉN, TH., 1897 : Der tägliche Wärmeumsatz im Boden und die Wärmestrahlung zwischen Himmel und Erde (*Acta Soc. Scientiarum Fennicae*, **23**, n° 3).

Jaarboek voor 1882 (*Kon. Nederl. Meteorol. Instituut*, p. 28).

Jaarboek voor 1898-1910 (*Ibid.*).

KARSTEN, H., 1911 : Untersuch. über die Wärmeleitungsfähigkeit einiger Bodenarten (*Intern. Mitt. f. Bodenk.*, **1**, 524).

LINDEN, E. (VAN DER), 1927 : Sur la distribution de la pluie en Belgique (*Inst. roy. Mét. de Belg., Mémoires*, **2**, 1-50).

MASCHHAUPT, J. G., 1938 : Lysimeteronderzoekingen aan het Rijkslandbouwproefstation te Groningen en elders, I (*Dept. Econ. Zaken. Versl. Landbouwk. Onderz.*, n° 44 [1] A).

MALMSTRÖM, C., 1923 : Degerö Stormyr (*Medd. fron Statens Skogforsöksanstalt*, **20**, 1).

OLTMANNS, F., 1884 : Ueber die Wasserbewegung in der Moorpflanze und ihren Einfluss auf die Wasserverteilung im Boden (*Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, **4**, 1).

PITSCH, O., 1913 : Proefnemingen over den invloed van de hoogte van den Grondwaterstand op de grootte van den oogst aan gras en hooi (*Med. v. d. Rijks Hoogere Land-, Tuin- en Boschbouwschool*, **6**, 1).

POLIS, M., 1898-1910 : Erg. d. meteorol. Beobach. an der Station I Ordn. Aachen und deren Nebenstationen; plus tard : *Deutsches Meteorologisches Jahrbuch.*

PONCELET, L., 1938 : Note sur le climat hivernal de la Baraque Michel (*Bull. Soc. roy. Sciences Liége*, 1938, n° 6-7).

RUDOLPH, K. et FIRBAS, F., 1927 : Die Moore des Riesengebirges (*B. B. C.*, **43**, Abt. II, 69).

SCHMIDT, W., 1925 : Der Massenaustausch in freier Luft und verwandte Erscheinungen (*Probleme d. kosm. Physik*, **7**).

SCHUBERT, J., 1930 : Das Verhalten des Bodens gegen Wärme (*Handb. d. Bodenlehre*, **6**, 342. Berlin).

STALFELT, M. G., 1937 : Die Bedeutung der Vegetation im Wasserhaushalt des Bodens (*Svenska Skogsvardförenings Tidsskrift*, **2**).

VATER, H., 1923 : Der Wasserverbrauch von Buche, Fichte und Kiefer (*Tharandter forstl. Jahrb.*, **74**).

ZON, R., 1927 : Forests and Water in the light of scientific investigation (*U. S. Gov. Printing Office*).

TABLE DES MATIERES.

Pages.

1. Introduction 21
2. Description de la tourbière 26
3. Les types de végétation utilisés dans les mesures d'évaporation 34
4. Technique :
   - A. Mesures 36
   - B. Calculs 43
5. Résultats des observations :
   - A. Évaporation des végétations à *Sphagnum papillosum.* 45
   - B. Évaporation des végétations à *Erica* et *Calluna* sans *Sphagnum* 54
   - C. Quelques mesures sur l'absorption de la radiation solaire par les coussins de *Sphagnum papillosum* et sur leur température 56
6. Discussion :
   - A. Corrections 61
   - B. Comparaison de l'évaporation du Sphagnetum avec celle d'autres végétations et terrains... 68
7. Conclusions 72
8. Références... 73

Extrait du *Bulletin de la Société royale des Sciences de Liége*,
Séance du 18 janvier 1940.

Pénétration dans les cellules d'*Allium Cepa* des sels ammoniques d'acides gras à différents pH,

par R.-E. BOUILLENNE.

Dans une série de publications antérieures (1) (2) (3) sur la perméabilité des cellules de *Tradescantia virginica* et d'*Allium Cepa* aux sels ammoniques des acides gras inférieurs, nous avons déterminé la vitesse de pénétration de ceux-ci en solutions hypertoniques N.2/3 au pH 7 et nous avons montré d'une manière très nette qu'ils pénètrent dans les cellules d'autant plus vite que la molécule du sel est plus grosse.

D'autre part, nous avons comparé à ces résultats le fait classique que les électrolytes NaCl, KCl, KNO_3, NH_4Cl de même concentration moléculaire N.2/3 et au même pH 7 plasmolysent les cellules et que cette plasmolyse se maintient pendant plusieurs heures.

En effet, pour ces solutions d'électrolytes, le phénomène de déplasmolyse ne se produit que tardivement et s'accompagne de symptômes de toxicité. A la concentration hypertonique des sels expérimentés, la déplasmolyse signifierait une pénétration des molécules, non pas d'eau, puisque tout concourt à la sortie de celle-ci hors des cellules, mais bien des sels de la solution extérieure.

La méthode de déplasmolyse, mise au point par De Vries, a été abondamment pratiquée. Elle est, comme on sait, entachée de certaines causes d'erreur [M. Homès (4) (5)]; mais, utilisée avec précaution, elle permet de préciser un certain nombre de

points importants concernant non pas tellement la perméabilité du protoplasme que l'influence de l'état moléculaire ou ionisé dans lequel se trouvent les sels dans la solution sur la pénétrabilité de ceux-ci.

Nous nous croyons en droit de l'utiliser dans nos expériences, car nous opérons avec des solutions de sels organiques, dont la pénétration dans les cellules est rapide, ce qui n'entraîne pas un séjour prolongé dans les solutions (quelques minutes); un examen microscopique attentif des cellules ne nous a pas permis de constater que les substances se combinent ou occasionnent des précipités dans le liquide cellulaire.

Cette méthode a clairement montré que certains corps entrent plus facilement que d'autres et que cette facilité diminue des corps « non polaires », se présentant sous forme moléculaire et pénétrant généralement assez vite, vers les corps polaires (les électrolytes).

Cependant, les électrolytes qui n'entrent pas à forte concentration entrent lentement à faible concentration [Van Ryssel-berghe (6)].

Mais dans ces conditions, il est important de savoir si les vitesses enregistrées pour les solutions diluées qui correspondent à celles du sol permettent une pénétration suffisamment rapide dans les cellules des racines pour suppléer aux nécessités du métabolisme des plantes. Homès a donné, pour l'ion Cl, des chiffres de pénétration en présence de divers cations et notamment NH_4.

Depuis De Vries (12), un grand nombre de chercheurs se sont trouvés en présence de cette singulière constatation que les sels qui sont les plus utiles aux plantes et qu'on ajoute comme engrais sont précisément ceux qui semblent ne pas entrer avec facilité et rapidité. La conclusion qu'Osterhout a formulée en 1925 (7), que les ions n'entrent pas dans les cellules, paraît trop catégorique et est en contradiction formelle avec les résultats incontestables des agronomes qui montrent les effets de la présence des nitrates sur la croissance des plantes et aussi des nombreuses expériences qui révèlent la pénétration des ions à partir de solutions diluées.

Le problème reste donc très complexe, d'autant que les résultats changent avec les espèces végétales et aussi dans la même espèce dès que le métabolisme des tissus est modifié, par exemple, en l'absence d'oxygène [Hoagland (8)] ou encore par suite de l'action de certains sels [Lundegårdh (9)].

*
* *

Dans la présente communication, nous reprenons cette étude: nous suggérons une interprétation de nos résultats antérieurs et nous réalisons une série d'expériences qui les confirment entièrement.

La méthode de déplasmolyse telle que nous l'avons utilisée (avec solutions légèrement hypertoniques) permet de tirer des conclusions intéressantes dans la mesure où le problème posé ne concerne pas les phénomènes de perméabilité protoplasmique en tant que tels, ni les phénomènes d'accumulation de substances à l'intérieur des cellules [Heilbrunn, 1928 (10)]. Avec cette méthode, il s'agit uniquement, selon nous, d'*élucider l'influence de l'état dans lequel se trouvent les solutions extérieures sur la possibilité de l'entrée de celles-ci dans les cellules.*

Nous nous sommes servi, comme précédemment, des tissus des feuilles d'*Allium Cepa* et nous avons suivi la technique déjà décrite (1) en nous servant de l'osmographe construit par nous à cet effet.

Les tissus sont utilisés sans lavage préalable à l'eau distillée afin d'éviter des modifications dues à l'exosmose [G. F. Asprey, 1937 (11)].

On plasmolyse d'abord les tissus par une solution de KNO_3 de même concentration moléculaire que celle des substances à expérimenter. Cette plasmolyse par KNO_3 s'impose afin d'éviter que la plasmolyse soit le résultat de l'hypertonicité des diverses substances expérimentées, qui, pénétrant en même temps dans les cellules avec des vitesses diverses, rendraient impossible la comparaison des résultats concernant la déplasmolyse elle-même.

On introduit ensuite les tissus dans les solutions. Si ces solutions sont susceptibles de pénétrer dans le protoplasme, la déplasmolyse aura lieu dans un temps qui sera fonction inverse de la vitesse de pénétration. Si ces solutions ne peuvent pénétrer, les cellules resteront plasmolysées.

Les mesures du temps de déplasmolyse ont été réalisées en exploitant certaines dispositions anatomiques des feuilles d'Oignon, qui sont cylindriques, creuses à l'intérieur et constituées d'un parenchyme à très grandes cellules, accolé à un épiderme mince et pratiquement peu extensible.

Lorsqu'on découpe longitudinalement des languettes de tissus

(largeur et longueur identiques), d'un côté on a les grandes cellules et de l'autre un épiderme qui fait lame de ressort. La plasmolyse ou la déplasmolyse des grandes cellules détermine une diminution ou une augmentation du volume de chacune d'elles. La somme de ces changements de volume se traduit par un mouvement dans un sens ou dans l'autre d'une extrémité de la languette quand l'autre est maintenue fixe [De Vries (12)].

Le temps en minutes exprime la vitesse de déplasmolyse; il correspond au temps nécessaire à une languette de tissus pour balayer, en se courbant, un espace standard mesuré par un rapporteur et correspondant à un déplacement angulaire de 60°. Le début et la fin du déplacement sont systématiquement abandonnés. De sorte qu'il doit être bien entendu que nous ne cherchons pas à mesurer la durée de la pénétration maximum correspondant à l'obtention d'un équilibre entre le milieu extérieur et le milieu intérieur moléculaire. Nous cherchons uniquement à nous rendre compte de la vitesse de pénétration des substances par une sorte d'instantané pris dans des conditions standardisées et bien définies.

De nombreux essais nous ont montré que si l'on prend certaines précautions concernant la stabilisation du matériel biologique, on peut obtenir des chiffres assez constants évoluant d'une substance à l'autre toujours dans le même sens.

Cependant, la stabilisation du matériel a été très difficile à réaliser, bien que nous nous soyons adressé à des variétés sélectionnées, cultivées en conditions assez constantes dans une serre et que la technique des observations fût minutieuse. Certains facteurs individuels provoquent des variations, qui dépendent, pour chaque feuille, de son âge, de la place qu'elle occupe dans le bouquet foliaire, de sa structure, etc.

Nous publierons ces considérations plus tard.

Nous avons, comme précédemment, utilisé des sels ayant des propriétés sériales comme les sels d'acides gras solubles, depuis l'acide formique jusqu'à l'acide valérianique, constituant une série de corps à molécules progressivement volumineuses [M. H. Jacobs (13)].

Dans ces conditions, les cellules se trouvent en présence de facteurs qui se modifient parallèlement avec la grosseur des molécules.

De plus, le cation a été, pour toutes les solutions, l'Ammonium.

*
* *

Les mesures des vitesses de pénétration des sels ammoniques des acides gras dans les cellules, à partir de solutions ayant toutes la concentration N.2/3 et le pH 7, nous ont permis de constater :

1° Que le protoplasme des cellules d'*Allium Cepa* est perméable aux éléments de ces solutions;

2° Que la vitesse de pénétration de chaque solution est différente et que cette caractéristique ne dépend point de l'origine des cellules considérées (épidermes ou parenchyme) ni des particularités systématiques des espèces étudiées. Des expériences contrôles faites sur un épiderme de *Tradescantia virginica* et sur les filaments d'une algue Desmidiée, *Hyalotheca* sp., confirment ce point de vue;

3° Que, les phénomènes de toxicité mis à part, la vitesse de pénétration doit être liée au radical de l'acide gras constitutif du sel : elle est d'autant plus grande que celui-ci est plus haut dans la série et possède une plus grosse molécule.

Le diagramme I exprime ces résultats. Ils confirment ceux obtenus par M. Jacobs (3) sur les globules rouges du sang; ils ont été reproduits dans notre laboratoire maintes fois et particulièrement par feu M^lle^ Marie Henrotin.

L'ion positif reste partout le même. L'ion négatif change chaque fois dans le sens de la série des acides gras. Le temps de déplasmolyse indique une vitesse de pénétration qui est en fonction inverse de la grosseur des molécules du sel : les molécules les plus petites passent le plus lentement; les molécules les plus grosses passent le plus vite.

Ces résultats sont conformes à ceux d'Overton (14) qui démontrent par la méthode plasmolytique que les *acides organiques* pénètrent d'autant plus vite dans les cellules vivantes que le nombre de C augmente au sein d'une série homologue, et à ceux de Traube (15) qui examinaient la question de la perméabilité en rapport avec les phénomènes de tension superficielle.

La toxicité, bien que nous ayions utilisé un seul ion positif et que, de ce fait, nos solutions n'étaient pas balancées, n'est pas très marquée, sauf dans le cas du formiate ammonique. Nous avons régulièrement pu reproduire la même expérience avec la même languette de tissus jusqu'à six fois consécutivement, sans altération de la vitesse de pénétration.

INTERPRÉTATION.

Tout d'abord le point sur lequel il est important d'insister, c'est la comparaison du comportement des cellules végétales, d'une part, dans les sels ammoniques des acides gras ainsi que nous venons de le rappeler à la suite de nos expériences antérieures et, d'autre part, dans les sels ammoniques des acides chlorhydrique, sulfurique et nitrique : les premiers pénètrent comme nous venons de le voir, les seconds ne pénètrent qu'à peine. Ils se rapprochent nettement des chlorures, des nitrates, des sulfates de Na ou de K, etc., en somme de la plupart des électrolytes.

Les électrolytes $(NH_4)\,Cl$, $(NH_4)_2\,SO_4$, KCl, NaCl, KNO_3, aux concentrations étudiées (N.1/2 et N.2/3), ne révèlent aucun signe de pénétration (par déplasmolyse) après plus de deux heures d'observation. Après vingt-quatre heures, une légère déplasmolyse se produit qui s'accompagne de nécrose.

*
* *

Afin d'interpréter cette intéressante opposition de comportement, voyons sous quelle forme la solution de NH_4Cl, par exemple, se présente aux cellules vivantes. Cette substance s'hydrolyse comme suit :

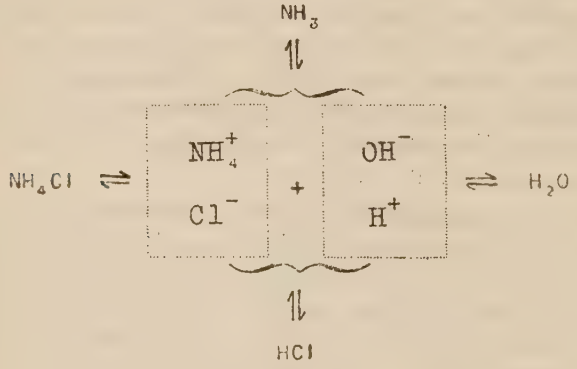


Fig. 1.

Le milieu a une réaction acide. Le pH intérieur cellulaire devient basique [M. Jacobs (17) (18)].

Cette réaction alcaline du suc cellulaire se manifeste par les changements de teinte des pigments naturels (fleurs de Rhodo-

dendron, par exemple) ou des colorants vitaux qui y sont introduits expérimentalement.

Elle ne peut se produire que par suite de la pénétration de NH_3 qui, comme on le sait, entre très rapidement dans les cellules [Overton (14), Jacobs (16)].

Si nous opérons en solution de NH_4Cl isotonique, aucun changement ne se produit; le sel ne pénètre pas; on ne remarque qu'une légère augmentation de volume due à l'entrée de NH_3 et d'un peu d'eau. La pression osmotique n'augmente pas de manière appréciable. Très peu de NH_3 pénètre donc, comme le montrent d'ailleurs de nombreux essais sur les œufs d'oursin.

Si nous opérons en solution hypertonique, la plasmolyse se produisant, H_2O n'entre pas du tout. Seul NH_3 entre et s'équilibre d'après la concentration extérieure de ce corps. Celle-ci dépend du degré de dissociation de NH_4Cl. Cette quantité de NH_3 est minime et ne diminue l'intensité de la plasmolyse que d'une manière inappréciable.

Comment se comportent les autres ions en présence de la membrane protoplasmique ?

Ils n'entrent pas, comme le démontre la permanence de la plasmolyse.

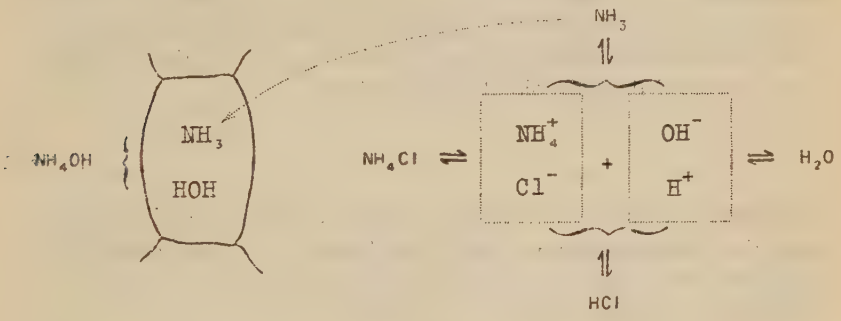


Fig. 2.

Cependant, les globules rouges étudiés par M. Jacobs (18) présentent une différence dans leur comportement vis-à-vis du NH_4Cl. Si les globules rouges sont imperméables aux solutions isotoniques de KCl, NaCl, ..., ils gonflent et s'hémolysent dans une solution de NH_4Cl.

Cette perméabilité ne peut se comprendre, d'après cet auteur, que si l'on admet la perméabilité des globules aux anions comme Cl.

Si les globules gonflent, c'est qu'une grande quantité de NH_3

pénètre; ceci n'est possible que s'il existe une sortie de OH à l'extérieur des cellules, détruisant l'équilibre intérieur qui s'était établi :

$$NH_3 \rightleftharpoons NH_4OH.$$

Cet équilibre se rétablit par une entrée correspondante de Cl, car

$$OH \rightleftharpoons Cl \text{ s'équilibrent}$$

$$\underset{\text{interne}}{OH} \times \underset{\text{externe}}{Cl} - \underset{\text{externe}}{HO} \times \underset{\text{interne.}}{Cl}$$

Les globules rouges absorberont NH_3 et Cl jusqu'à ce que la concentration NH_4Cl interne corresponde à la concentration de NH_4Cl externe.

Les cellules végétales ne se comportent pas de la même manière; elles ne sont pas pénétrables aisément à NH_4Cl. Il semble bien, d'après les travaux de Jacobs que la raison en est au fait que l'ion Cl ne passe que très lentement à l'intérieur des cellules. Celles-ci sont peu perméables aux anions.

On comprend pourquoi KCl, NaCl, électrolytes fortement dissociables, n'entrent pas, ainsi que NH_4Cl, qui par hydrolyse donne un acide fort et probablement complètement dissocié.

De nombreux travaux au sujet de cet acide ont déjà montré qu'il a un faible pouvoir de pénétration.

*
* *

Voyons à présent comment se comportent les sels ammoniques des acides gras dans leurs solutions à la même concentration mol. et au pH 7. Ils s'hydrolysent également. Prenons le valérianate ammonique, par exemple :

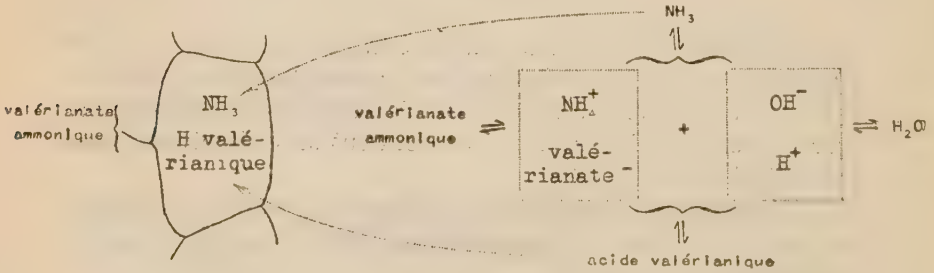


Fig. 3.

Il en résulte une mise en liberté de NH_3 qui entre facilement dans les cellules, et d'acide valérianique à l'état moléculaire.

Nos expériences prouvent que les cellules sont perméables aux sels ammoniques de ces acides et que la vitesse de pénétration de ceux-ci est en rapport avec la série chimique qu'ils constituent :

Formiate < Acétate < Propionate < Butyrate < Valérianate.

En vérité, par suite de l'hydrolyse de ces sels, et en déduction des considérations précédentes, il faut admettre que NH_3 et la quantité non dissociée d'acide entrent séparément dans les cellules. Le sel se reconstitue à l'intérieur dans le suc cellulaire ou dans le protoplasme.

Cette quantité non dissociée d'acide dépend évidemment du degré de dissociation de celui-ci.

Le degré d'hydrolyse des sels ammoniques et la constante de dissociation de chacun des acides pourraient, semble-t-il, jouer un rôle primordial dans les différences de pénétrabilité du sel ammonique.

Ces acides possèdent, les quatre derniers tout au moins, à peu près la même constante de dissociation et ont approximativement la même force comme acide [Michaëlis (19)].

De plus, le degré d'hydrolyse est le même. De sorte qu'à un pH donné (ici pH 7), les solutions contiennent sensiblement les mêmes quantités de NH_3 et d'acide non dissocié.

Les particularités de pénétration des sels ammoniques dans les cellules ne sont donc pas imputables aux phénomènes d'hydrolyse de chacun d'eux, ni à la présence d'une plus ou moins grande quantité d'acide, ni à la plus ou moins grande constante de dissociation de celui-ci.

C'est la molécule elle-même d'acide non dissocié et sa spécificité qui règlent la vitesse de pénétration. NH_3, qui passe très aisément, s'équilibre dans les cellules avec les molécules d'acide et y reforme le sel ammonique à mesure de l'entrée de celles-ci.

Il en résulte donc que la pénétration des sels ammoniques est une fonction des propriétés des molécules des acides correspondants.

Cette spécificité moléculaire qui au point de vue perméabilité s'exerce en sens inverse de la grosseur des molécules doit être attribuée d'après Overton (14), Traube (15), à la tension superficielle. Les corps qui abaissent la tension superficielle ayant une faible adhésion pour l'eau peuvent passer facilement de la solution aqueuse dans la phase solide ou liquide du protoplasme cellulaire.

Traube (15) donne pour les acides gras inférieurs que nous avons utilisés, les valeurs suivantes qui évoluent parallèlement à nos résultats :

	T.S. (M/4)
Acide acétique	68,1
Acide propionique	61,3
Acide butyrique	48,9
Acide valérianique	35,6

VITESSE DE PÉNÉTRATION DE SELS AMMONIQUES A PARTIR DE SOLUTIONS N.2/3 A DIFFÉRENTS pH.

L'interprétation que nous venons de développer sur les processus de la pénétration des sels ammoniques d'acides gras dans les cellules végétales et qui s'inspire de celle que M. Jacobs a donnée sur la pénétration des mêmes sels dans les globules rouges du sang humain, ne fait pas directement intervenir les propriétés particulières des membranes cellulaires, mais bien l'état dans lequel se trouve la solution extérieure elle-même.

Il est intéressant de préciser la manière dont une modification du pH des solutions peut affecter cette pénétration dans les cellules.

Les ions H^+ et OH^+ influencent la perméabilité de diverses manières : soit par exemple en modifiant le jeu des combinaisons des protéines protoplasmiques selon la réaction des milieux extérieur et intérieur cellulaire de part et d'autre de la zone isoélectrique des substances constituant la membrane; soit encore en changeant les charges électriques portées par les pores des membranes et déplaçant les équilibres qui ont un effet sur la pénétration de l'eau et des substances dissoutes; soit encore en intervenant dans l'hydrolyse des sels ammoniques expérimentés ici.

Quels sont les changements dans la perméabilité des cellules aux sels ammoniques d'acides gras que provoquent les modifications du pH de la solution de ceux-ci?

Nous avons amené les solutions (N.2/3) des différents sels ammoniques des acides gras étudiés précédemment à différents pH et nous avons mesuré le temps de déplasmolyse des tissus foliaires d'*Allium Cepa*.

On trouvera au tableau I les résultats de ces mesures pour le formiate, l'acétate, le butyrate et le valérianate ammoniques.

On constate que les substances étudiées ici pénètrent chacune le plus rapidement aux pH^+ voisins de leur neutralité : *l'augmentation de l'acidité ou de la basicité de la solution amène le sel dans un état tel qu'il ne peut plus entrer.*

TABLEAU I.

Vitesse de déplasmolyse (en minutes) des cellules de *Allium Cepa*, dans les solutions des sels ammoniques N.2/3, à différents pH.

Échelle des pH	4,8	5	5.3 5.4	5.6	5.8	6	6.2	6.6	7	7.5	7.6	7.8	7.9	8	8.2	8.4	8.7	9	9.2	9.4	9.6
Formiate ammonique.	40′	—	—	12′	–	9′	—	1′30	4′	—	—	14′	—	Dépl. nulle	—		—			–	–
Acétate ammonique .	17′	—	5′15 (pH 5.4)	—	—	2′30	—	1′45	2′	—	2′40	—	4′	—	75′	--	84′	Dépl. nulle	—	—	—
Butyrate ammonique.	Dépl. très lente	6′	3′15 (pH 5.3)	—	2′45	—	3′30	3′40	2′15	2′	—		—	2′	—	3′30	6′	10′ 12′	—	Dépl. nulle	–
Valérianate ammonique	Dépl. très lente	—	2′	—	—	1′30	—	—	1′	1′15	—	—	—	—	1′30	—	1′45	3′	—	—	Dépl. nulle

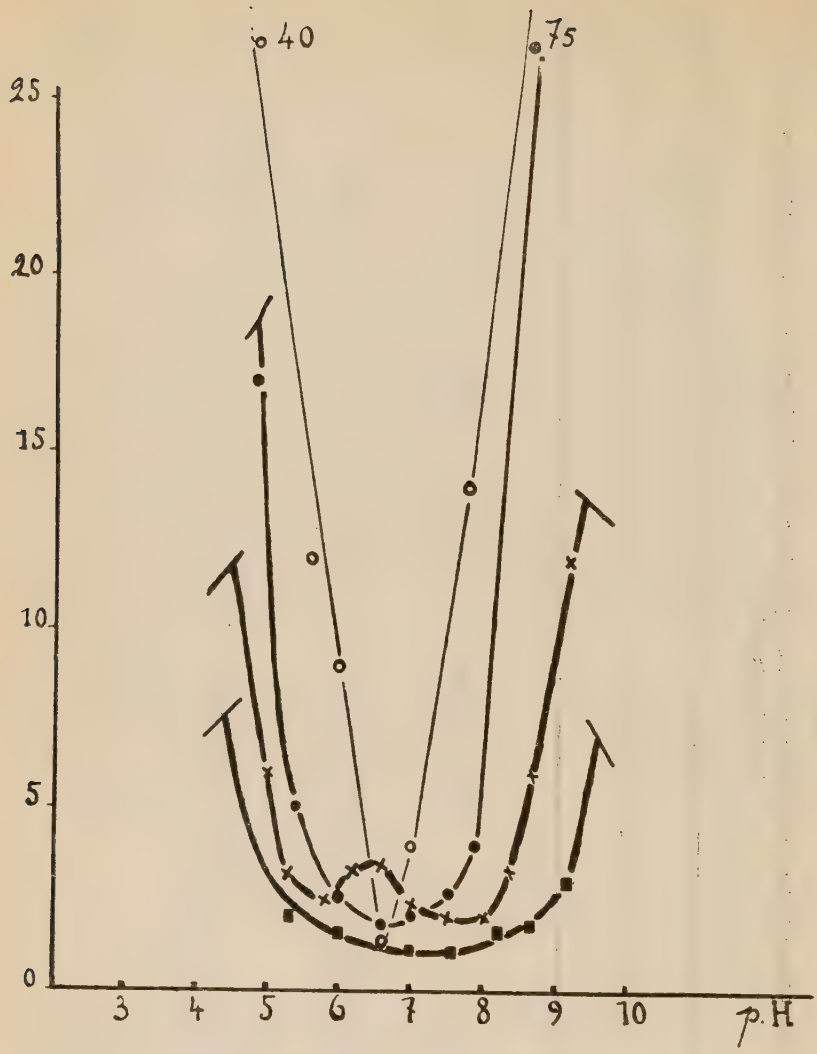


DIAGRAMME I.

Vitesse de déplasmolyse des cellules de *Allium Cepa* dans les solutions N.2/3 des sels ammoniques d'acides gras à différents pH.

○ : Formiate ammonique.
● : Acétate ammonique.
× : Butyrate ammonique.
■ : Valérianate ammonique.

La vitesse est exprimée en minutes dans l'axe des ordonnées. Les barres transversales aux extrémités des courbes indiquent une déplasmolyse très lente ou nulle.

En deçà du pH 5 ou au delà du pH 9, rien ne passe plus au travers des membranes protoplasmiques.

Le diagramme I l'indique clairement pour tous les sels.

Il est important de signaler que les cellules ne sont pas profondément altérées, car la pénétration du sel reprend une vitesse normale, dès le retour à la neutralité de la solution.

On remarquera que les limites dans l'échelle des pH entre lesquelles les solutions ne varient guère leur vitesse de pénétration et où celle-ci est indifférente aux variations du pH sont d'autant plus larges qu'ils sont plus élevés dans la série.

D'une manière générale, nos résultats confirment nettement ceux obtenus par M. Jacobs (*loc. cit.*) sur les globules rouges du sang humain et ceux de R. Collander (21).

Dans d'autres cas, comme celui des colorants (bleu de Crésyl), M. Irwin (20) a montré que le corps ne passe que sous forme non dissociée et que sa pénétration varie suivant le pH du milieu.

L'auteur considère que les protéines de la membrane sont impliquées dans la pénétration du colorant et que les réactions des milieux extérieur et intérieur cellulaire ont, comme il est à prévoir, une profonde influence sur l'entrée des substances ionisées.

Dans notre série d'expériences, nous nous demanderons de quoi dépend la rapidité variable de l'entrée des sels, rapidité qui diminue soit vers le côté acide, soit vers le côté basique de l'échelle des pH, et qui est nulle à des pH extrêmes caractéristiques pour chacun des sels.

Les sels ammoniques sont tous hydrolysés dans une mesure qui dépend de la faiblesse de l'acide combiné avec l'ammoniaque et de la réaction du milieu.

Du côté alcalin, par exemple au pH 9, où nous pouvons dire que plus aucun des sels n'entre dans les cellules, il n'y a presque plus de H^+ libres dans les solutions. Cette situation implique que le sel est fortement dissocié. D'une part, peu de molécules d'acide existent dans la solution, mais de l'autre, de nombreuses molécules d'ammoniaque libre. Nous constatons que dans ces conditions le sel ne pénètre plus. Il entre peut-être encore une certaine quantité de NH_3 libre, mais son influence sur la déplasmolyse est peu sensible; l'acide ne passe pas et, par conséquent, comme pour NH_4Cl, le sel ne peut se reconstituer dans la cellule.

Du côté acide, la plus probable des interprétations, est celle

où l'on fait intervenir le fait que, d'une part, de grandes quantités de molécules d'acides libres non dissociées sont présentes dans la solution et, de l'autre, que peu d'ammoniaque libre subsiste. Les molécules d'acide peuvent entrer avec la vitesse qui leur est propre, ainsi que nous l'avons vu plus haut. Comme il n'y a pas d'ammoniaque qui pénètre et qui pourrait reconstituer le sel à l'intérieur des cellules, la quantité d'acide qui arrive dans les cellules est trop faible pour provoquer la déplasmolyse.

Il résulte de ces considérations que le pH de la solution règle l'équilibre entre les quantités d'ammoniaque libre et d'acide à l'état moléculaire.

La neutralité des divers sels ammoniques, est aux environs de pH 7 : près de 7 pour l'acétate ammonique, près de 6.5 pour le formiate.

C'est au pH de leur neutralité, lorsqu'il y a autant de molécules disponibles d'ammoniaque libre et d'acide non dissocié que, pour chaque sel, la vitesse de pénétration est la plus grande.

Le tableau I et le diagramme I sont particulièrement démonstratifs à cet égard; surtout pour le formiate ammonique qui, dans cette série d'expériences s'est montré moins toxique que précédemment et dont la vitesse de pénétration est maximum au pH 6.5 précisément.

De plus, comme les quatre derniers sels ammoniques libèrent par hydrolyse des acides qui ont tous les quatre à peu près exactement la même force comme acide, les solutions possèdent toutes aux différents pH approximativement le même nombre de molécules libres d'ammoniaque et de molécules d'acide non dissocié. Donc, aux pH autres que celui de la neutralité les différences marquées dans les temps de déplasmolyse sont dues aux molécules des acides eux-mêmes qui entraînent l'entrée correspondante d'ammonique disponible en fonction de leur particularité moléculaire spécifique.

En résumé, les sels ammoniques pénètrent dans les cellules non pas comme sels, mais par les produits de leur hydrolyse se trouvant à l'état moléculaire (ammoniaque libre et l'acide correspondant non dissocié). Ils se reconstituent ensuite dans les cellules. Leur passage se fait avec une vitesse qui est fonction des propriétés spécifiques de la molécule de l'acide correspondant. Pour chacun d'eux la vitesse d'entrée est la plus grande

au pH de neutralité de la solution lorsqu'il y a exactement autant de molécules libres d'ammoniaque que de molécules d'acide non dissocié.

Évidemment ces mesures de vitesse de pénétration laissent de côté le problème important de l'entrée et de l'accumulation dans les cellules des ions minéraux. Il nous paraît cependant que leur valeur réside dans la contribution qu'elles apportent à l'étude du mécanisme de la pénétration rapide de certaines substances organiques (hormones, etc...) qui jouent un rôle capital dans le développement des plantes.

Institut de Botanique de l'Université de Liége.
Laboratoire de Physiologie végétale.

BIBLIOGRAPHIE.

(1) Ray. Bouillenne, Pénétration des sels ammoniacaux dans les cellules végétales (*C. R. Soc. Biol.*, **103**, p. 50, 1929).

(2) Ray. Bouillenne, Études sur la perméabilité des cellules végétales (*Bull. Acad. roy. Sc. Belg.*, 5e sér., **16**, 1930).

(3) Ray. Bouillenne, Contribution à l'étude des phénomènes d'osmose dans les cellules végétales (*Bull. Acad. roy. Sc. Belg.*, **16**, 1930).

(4) M. Homès, Recherches nouvelles sur les relations entre les qualités physiques et chimiques du milieu et la perméabilité cellulaire chez les végétaux (*Mém. Acad. roy. Sc. Belg.*, **13**, 1934).

(5) M. Homès, La perméabilité de la cellule végétale aux sels minéraux (*Arch. de Biologie*, **47**, 3, 1936).

(6) Van Rysselberghe (1892-1902), Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes (*Bull. Acad. roy. Sc. Belg.*, **5**, 173, 1901).

(7) Osterhout, *Journ. Gen. Physiol.*, **7**, 561, 1925.

(8) D. R. Hoagland and A. R. Davis, The intake and accumulation of electrolytes by plant cells (*Protoplasma*, **6**, 1929).

(9) H. Lundegårdh, *Kungl. Svenska Vetenskapakad. Handl.*, **47**, 1911.

(10) Heilbrunn, The colloid chemistry of protoplasma (*Protoplasma, Monographien*, **1**, 1928).

(11) G. F. Asprey, Some observations on the absorption and exosmosis of electrolytes by storage organs (*Protoplasma*, **27**, 2, 1937).

(12) H. De Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, **14**, 427-601, 1884).

(13) M. H. Jacobs, *Journ. of Gen. Physiol.*, 1922-1923 et *Harvey lectures*, **22**, 146-164, 1926-1927.

(14) E. Overton, Uber die Osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen und Tierzelle (*Vierteljahrschr. d. Naturforsch. Ges. Zurich*, **40**, 1895; **41**, 1896; **44**, 1899).

(15) J. TRAUBE, *Arch. f. d. Ges. Physiol.*, **105**, 511-536, 1910.

(16) M. H. JACOBS, The influence of ammonium salts on cell reaction (*Journal of Gen. Physiology*, **5**, 1922).

(17) M. H. JACOBS, Permeability of the cell (*General Cytology*, Chicago, 1925).

(18) M. H. JACOBS, *Amer. Journ. Physiol.*, **51**, 321, 20; **53**, 457, 20; *J. of Gener. Physiology*, **5**, 181, 22.

(19) D. MICHAELIS, *Hydrogen ion concentration*, Baltimore, 1926.

(20) M. IRWIN, The penetration of basic dyes into *Nitella* and *Valonia* in the presence of certain acids, buffer mixtures and salts (*Journ. Gen. Phys.*, **10**, 271, 1926).

(21) R. COLLANDER, O. TURPEINEN und E. FRABRITIUS, Die Permeabiliteit der Rhoeo Zellen fur Ammoniak und Essig säure (*Protoplasma*, **13**, 2, 1931).

M. HAYEZ, Impr. de l'Académie royale, 112, rue de Louvain, Bruxelles
Domicile légal : rue de la Chancellerie, 4.)

ETAPES MORPHOLOGIQUES ET CHIMIQUES DANS LE CYCLE VEGETATIF DE LA BETTERAVE SUCRIERE

par R. BOUILLENNE,
Professeur à l'Université de Liége.
P.-G. KRONACHER,
Docteur ès Sciences,
J. DE ROUBAIX,
Docteur ès Sciences.

INTRODUCTION.

La Betterave sucrière est le sujet, depuis de nombreuses années, de recherches importantes tout particulièrement dans le domaine agricole et industriel.

D'une manière générale, les auteurs se sont attachés surtout aux divers aspects du rendement et se sont spécialement préoccupés des derniers mois de la végétation de la Betterave. Les efforts dépensés ont permis d'obtenir des résultats pratiques intéressants.

Cependant, à notre avis, on est en droit d'attendre de nouveaux progrès d'une étude approfondie portant sur toute la durée de la vie de cet organisme, car le mécanisme des synthèses réalisées par la Betterave et utiles à l'homme est directement lié aux phénomènes biologiques qui s'y déroulent depuis sa germination.

Que la complexité de la biologie végétale soit en de multiples points comparable à celle qui caractérise les animaux, c'est ce qui résulte des faits observés depuis longtemps, de telle sorte qu'il ne nous est plus permis de suivre l'opinion de ceux qui imaginent encore aujourd'hui les plantes comme des organismes répondant en proportion plus ou moins directe à l'action du milieu.

Aux différentes étapes de leur vie, les plantes présentent des modifications de structure et de taille mais aussi des modifications du contenu en substances organiques (protoplasme, enzymes, sels, sucres et réserves diverses) et de ce fait, elles ne réagissent pas de façon uniforme aux condi-

tions extérieures ; bien plus, elles en exigent de nouvelles, bien définies, de moment en moment.

Le concept s'est imposé à l'heure actuelle de l'existence de périodes biologiques successives et caractéristiques.

On pourrait donner à ce sujet un exemple très typique que l'un de nous a eu l'occasion d'observer dans les plantations de Tabac javanais et qui a l'avantage d'être intéressant, non seulement au point de vue biologique, mais aussi au point de vue pratique (1933) (1).

La valeur des feuilles de Tabac, cotée sur le marché international est généralement très fluctuante d'une année à l'autre, même lorsque les feuilles proviennent de la même variété, cultivée dans les mêmes champs (couleur, teneur en nicotine, combustibilité, arôme, etc...) et qu'elles ont été traitées de la même façon. Il a été démontré par les travaux de la Proefstation de Klaten (Directeur Dr. TOLLENAER) que la qualité désirable pour les feuilles dépendait d'une condition bien définie : il faut que la plante soit arrosée par les pluies et non par irrigation à un certain moment de sa vie, quand le Tabac a atteint 6 feuilles, c'est-à-dire lorsqu'il a l'âge de 6 feuilles ; la pluie avant ou après ce moment n'a pas le même effet ; elle a donc une action profonde sur tout le chimisme de la plante à un âge donné.

On conçoit dès lors, qu'il soit extrêmement important de connaître dans la vie d'un végétal, l'évolution, non seulement de ses formes, mais aussi de son chimisme interne. Cette connaissance a un autre avantage qui est de nous permettre de rattacher les données d'analyses chimiques à des critères précis, connus et comparables, c'est-à-dire à des âges physiologiques déterminés.

*
* *

L'étude que nous consacrons à la Betterave sucrière a été entreprise dans l'espoir de discerner, dans la vie de cette plante un certain nombre d'étapes particulières, de les définir, d'en indiquer le diagnostic et la valeur aux points de vue physiologique et agricole et enfin de tâcher de grouper certains faits difficiles à classer lorsqu'ils sont établis chronologiquement.

Pour repérer ces diverses étapes de l'évolution ontogénique d'une plante, le moyen à peu près généralisé à l'heure actuelle est la culture en milieu connu, maintenu constant pendant un certain temps. Cette technique a permis de mettre en évidence que les besoins d'une plante varient avec son évolution individuelle et que le milieu maintenu continuellement constant ne la satisfait pas à tout moment. Ceci implique évidemment une grande complexité dans les réactions de l'organisme et aussi une considé-

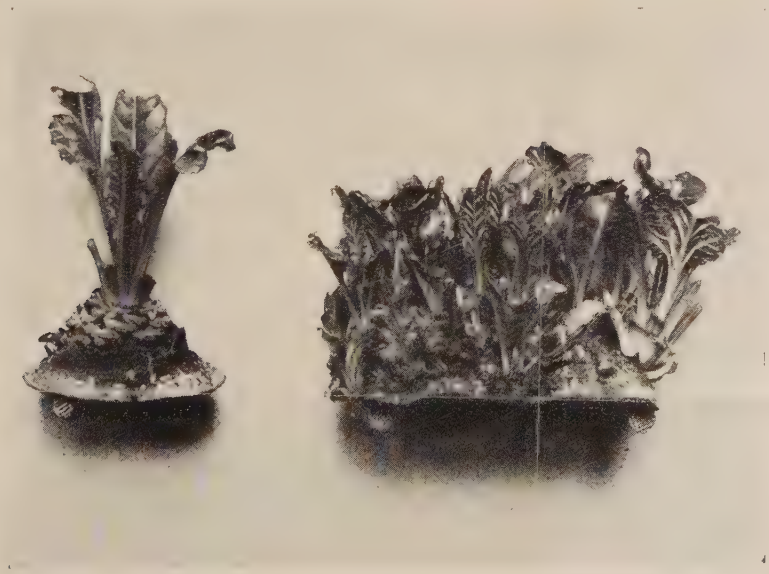
(1) Bouillenne R. — Mission en Malaisie. (Bulletin des Alumni — Bruxelles ; 1933)

(Photo : R. Sauveur).

FIG. 13. — Betterave (Klein Wanzleben N.) présentant de nombreux bourgeons axillaires en voie de développement.

(Photo : R. Sauveur).

FIG. 14. — Même Betterave que Fig. 13 vue en coupe longitudinale montrant la lésion du méristème principal qui a provoqué par corrélation le réveil des bourgeons axillaires.



(Photo : R. Sauveur).

FIG. 15. — A g., collet d'une Betterave à méristème principal intact ; les feuilles extérieures du bouquet sont enlevées pour la photo ; il n'y a aucun bourgeon axillaire développé ; à dr., collet d'une Betterave

rable difficulté d'expérimentation. En effet, R. O. WHYTE (1939) (1) écrit clairement :

« Plants, at different phases, may and usually do, require different » environmental conditions, and the environment favourable for the com- » pletion of one phase may be altogether unsuitable for the initiation and » progress of the subsequent phase ».

Cependant, avant toute chose, il nous a paru indispensable d'étudier d'abord la Betterave cultivée en plein champ.

Les observations morphologiques et les analyses chimiques que nous avons menées parallèlement nous ont permis d'esquisser le cycle biologique de la Betterave sucrière depuis sa germination jusqu'à sa récolte, c'est-à-dire jusqu'avant la « montée en graines ».

*
* *

Dans ce but, nous avons utilisé deux variétés de Betterave cultivées habituellement dans le milieu hesbayen (Gossoncourt).

Le premier point est d'établir objectivement l'évolution morphologique. Beaucoup d'auteurs ont décrit organographiquement et anatomiquement la Betterave (voir plus loin). Il n'est donc pas question pour nous de recommencer ce travail.

Cependant, il convient de grouper les diverses observations d'après l'ordre biologique de succession des formes et des dimensions et de fixer ainsi un certain nombre de points de repère auxquels rattacher si possible les résultats des analyses chimiques.

Ensuite, des analyses chimiques doivent être faites de moment en moment en rapport avec l'étude du développement et de la croissance de la Betterave.

Les fluctuations de la teneur en sucres totaux et réducteurs seront suivies avec une attention toute particulière depuis les premiers âges jusqu'à la récolte dans les divers organes de la plante : limbes, pétioles et racine.

Les variations de la teneur en azote total et en azote protéinique des tissus au cours du cycle végétatif sont également importantes à fixer.

Une mention toute spéciale doit être réservée aux teneurs en eau des tissus car l'eau joue un rôle de premier plan — aussi bien interne qu'externe — dans le déroulement de la végétation.

Les teneurs en cendres ne peuvent pas être considérées comme une indication des nécessités de la betterave en matières minérales (ces nécessités feront l'objet d'une étude ultérieure).

Cependant, VAN GINNEKEN (1938/1939) (2) dans une série de recherches sur la composition minérale des feuilles, collet et racines de la Betterave sucrière a montré qu'il existe entre les teneurs en N, K, Na, des feuilles d'une part et les valeurs de la récolte d'autre part, certaines rela-

(1) WHYTE R. O. — Phasic development of plants. (Biological Review — **14** (I) : 51-88 ; 1939).

(2) VAN GINNEKEN. — Quelques résultats de recherches sur la composition minérale des feuilles et collets et de la racine des Betteraves sucrières. (C. R. Inst. Intern.

rable difficulté d'expérimentation. En effet, R. O. WHYTE (1939) (1) écrit clairement :

« Plants, at different phases, may and usually do, require different » environmental conditions, and the environment favourable for the com- » pletion of one phase may be altogether unsuitable for the initiation and » progress of the subsequent phase ».

Cependant, avant toute chose, il nous a paru indispensable d'étudier d'abord la Betterave cultivée en plein champ.

Les observations morphologiques et les analyses chimiques que nous avons menées parallèlement nous ont permis d'esquisser le cycle biologique de la Betterave sucrière depuis sa germination jusqu'à sa récolte, c'est-à-dire jusqu'avant la « montée en graines ».

*
* *

Dans ce but, nous avons utilisé deux variétés de Betterave cultivées habituellement dans le milieu hesbayen (Gossoncourt).

Le premier point est d'établir objectivement l'évolution morphologique. Beaucoup d'auteurs ont décrit organographiquement et anatomiquement la Betterave (voir plus loin). Il n'est donc pas question pour nous de recommencer ce travail.

Cependant, il convient de grouper les diverses observations d'après l'ordre biologique de succession des formes et des dimensions et de fixer ainsi un certain nombre de points de repère auxquels rattacher si possible les résultats des analyses chimiques.

Ensuite, des analyses chimiques doivent être faites de moment en moment en rapport avec l'étude du développement et de la croissance de la Betterave.

Les fluctuations de la teneur en sucres totaux et réducteurs seront suivies avec une attention toute particulière depuis les premiers âges jusqu'à la récolte dans les divers organes de la plante : limbes, pétioles et racine.

Les variations de la teneur en azote total et en azote protéinique des tissus au cours du cycle végétatif sont également importantes à fixer.

Une mention toute spéciale doit être réservée aux teneurs en eau des tissus car l'eau joue un rôle de premier plan — aussi bien interne qu'externe — dans le déroulement de la végétation.

Les teneurs en cendres ne peuvent pas être considérées comme une indication des nécessités de la betterave en matières minérales (ces nécessités feront l'objet d'une étude ultérieure).

Cependant, VAN GINNEKEN (1938/1939) (2) dans une série de recherches sur la composition minérale des feuilles, collet et racines de la Betterave sucrière a montré qu'il existe entre les teneurs en N, K, Na, des feuilles d'une part et les valeurs de la récolte d'autre part, certaines rela-

(1) WHYTE R. O. — Phasic development of plants. (Biological Review — **14** (I) : 51-88 ; 1939).

(2) VAN GINNEKEN. — Quelques résultats de recherches sur la composition minérale des feuilles et collets et de la racine des Betteraves sucrières. (C. R. Inst. Intern.

tions intéressantes. Dans ces conditions, nous avons cru utile de déterminer régulièrement les teneurs en cendres.

*
* *

Etant données les difficultés que présentent, en pratique, de telles observations, une précaution que nous avons dû prendre doit être expliquée.

La variabilité de la betterave de culture est bien connue et elle s'observe dans les moindres parcelles où les conditions extérieures sont sensiblement pareilles ; de plus, les maladies, les parasites et les accidents provoquent des lésions nombreuses qui modifient l'aspect et le métabolisme de la plante.

Le choix des individus à examiner doit donc être très minutieux. A l'occasion de chacune de nos analyses environ 200 betteraves ont été ainsi soigneusement observées.

La plupart des auteurs s'adressent aussi à un nombre considérable d'individus. Mais ceux-ci ne sont pas triés un à un. Les moyennes s'établissent sur 20, 50 ou 100 betteraves, en prenant évidemment les précautions d'usage. Si, au point de vue rendement agricole ou industriel, de telles moyennes s'imposent, il nous est difficile de les accepter au point de vue physiologique. Il est certain qu'en prélevant à un moment donné 100 betteraves dans un champ, nous mélangeons, malgré le soin dont on s'entoure, des individus se trouvant à des stades différents.

Que représente alors la moyenne obtenue ? et à quel stade pouvons-nous la rattacher dans le cycle de la vie de la plante ?

Nous considérons comme indispensable d'étudier un nombre restreint d'individus choisis un à un aussi semblables que possible à chaque moment et représentant l'état moyen d'un nombre considérable d'individus examinés chacun avec longue attention.

Notre point de vue trouve une confirmation dans les diagrammes établis ces dernières années par VAN GINNEKEN (1931/1932/1933) (1) qui étudie le développement de trois catégories de betteraves d'une même variété choisies dans un même champ. Les trois séries de courbes (grosses, moyennes et petites Betteraves) ont des allures nettement différentes selon la grosseur, ce qui prouve bien que le rythme biologique n'est nullement comparable entre ces trois séries.

*
* *

Le présent travail a été réalisé à l'Université de Liége dans les locaux et avec le matériel des laboratoires de l'Institut et du Jardin de Botanique, grâce à une subvention de l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave.

(1) VAN GINNEKEN, DE HAAN, BRUINSMA, RYKEN. — Waarnemingen omtrent den groei van Suikerbeeten. (C. R. Inst. Intern. Rech. Better. — Bruxelles 1931-1932 et 1933).

Nous exprimons toute notre reconnaissance à ces deux organismes.

Nous tenons tout particulièrement à témoigner notre gratitude à Madame M. BOUILLENNE, qui n'a cessé de nous prodiguer ses conseils en Phytochimie et de nous assister dans les moments difficiles de cette étude.

Le Dr. WELSCH en maintes occasions nous a donné de précieux avis.

Le Dr. O. LAZAR et A. WILLAM, licencié en Sciences, ont collaboré avec beaucoup de dévouement à l'exécution des analyses, à la surveillance des cultures et aux observations anatomiques. Nous sommes heureux de leur adresser nos sincères remerciements ainsi qu'au personnel de l'Institut et du Jardin de Botanique dont nous avons apprécié les intelligents services.

L'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave a bien voulu nous donner l'hospitalité de sa Revue pour la publication de ce mémoire. C'est avec un vif plaisir que nous en remercions son Directeur M. DECOUX, ainsi que ses collaborateurs MM. ROLAND, SIMON et VANDERWAEREN dont, par ailleurs, la bienveillance effective n'a cessé de se manifester au cours de ce travail et nous a été des plus utile.

Enfin, M. BAERTS, Directeur des laboratoires de la Raffinerie Tirlemontoise, n'a cessé de témoigner beaucoup d'intérêt à nos recherches. Il a eu l'obligeance, à diverses occasions, en collaboration avec M. VANDEWEYER, de nous aider dans l'exécution de certaines de nos analyses ; nous sommes heureux de leur témoigner notre gratitude.

CHAPITRE I.

CONSIDERATIONS PRELIMINAIRES SUR LA QUESTION DU CYCLE VEGETATIF DE LA BETTERAVE SUCRIERE.

Jusqu'à présent, à notre connaissance, peu de chercheurs ont étudié l'ensemble du cycle végétatif de cette plante utile. Pourtant, il n'existe guère de végétaux qui soient l'objet d'une littérature aussi abondante.

A côté des noms de DECAISNE (1838), (1), DE VRIES (1881) (2) et VAN TIEGHEM (1870) (3) qui, au siècle dernier, se sont attachés à l'étude de l'anatomie et de la végétation de la Betterave sucrière, une place toute spéciale, à notre point de vue, revient à A. GIRARD (1887) (4). En effet, dès 1887, cet auteur, dont les travaux méritent encore aujourd'hui de retenir notre attention, montre l'intérêt d'une connaissance approfondie du cycle

(1) DE CAISNE. — Sur l'organisation anatomique de la Betterave à sucre. (C. R. Acad. Sc. Paris ; 28 novembre ; 1938).

(2) DE VRIES H. — Histoire de la croissance de la Betterave. (Rev. des Ind. et des Sci. Chim. et Agric. — **2** ; 1879 et **4** ; 1881).

(3) VAN TIEGHEM P. — Recherches sur la symétrie de structures des plantes vasculaires. (Ann. Sc. Nat. Bot. — **13** (série V) : 1-314 ; 1870-71).

(4) GIRARD A. — Recherches sur le développement de la Betterave à sucre. (Gau-

DE BARY (1877) (1), MOROT (1885) (2), FRON (1899) (3), DE VRIES (1881) *(l. c.)*, etc. SEELIGER (1921) (4) apporte quelques corrections aux conceptions communément admises : le cambium surnuméraire donnant naissance aux formations tertiaires n'a pas une origine homogène comme l'a décrit VAN TIEGHEM ; il provient, dans la racine et la partie inférieure de l'hypocotyle, du parenchyme du phloème ; dans la partie supérieure de l'hypocotyle, il vient de péricycle.

Les publications de COLIN (1925-1935-1937) (5, 6, 7, 8), entre autres son mémoire intitulé : « Le saccharose dans la Betterave » (9), serviront pendant longtemps encore de guide à de nombreux chercheurs.

ARTSCHWAGER (1926) (10), KATH. ESAU (1934) (11), P. S. PETRI (1938) (12) ont précisé nos connaissances sur les structures primaires et secondaires de l'hypocotyle et de la racine ; ils ont étudié les connections vasculaires entre les formations tertiaires de celle-ci et la base des pétioles. Ces connections vasculaires ont été élucidées par ETHEL ROWE (1936) (13).

Concernant la physiologie de cet organisme, la plupart des travaux ont eu pour programme la question de la saccharogénèse, celle de la composition du sol, les engrais, les maladies etc... LUNDEGÅRDH (1927-1928-1939) (14), (15), (16), au cours d'un travail sur la photosynthèse des

---

(1) De Bary A. — Vergleichende Anatomie der Vegetations organe der Phanerogamen und Farne. (Handb. der Physiolog. Botanik — 3 ; 1877).

(2) Morot L. — Recherches sur le péricycle chez les Phanérogames. (Ann. Sc. Nat. Bot., **20** (6me série) : 217-309 ; 1885).

(3) Fron G. — Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chenopodiacées. (An. Sc. Nat. Bot. — **9** (8me série) : 157-240 ; 1899).

(4) Seeliger R. — Untersuchungen über das Dickenwachstum der Zuckerrübe. (Arb. Biol. Reischsanst. für Land u. Forstw. — **10** : 149-194 ; 1921).

(5) Colin H. — Structure et Chimisme dans la Betterave. (Bull. Ass. Chim. Suc. & Dist. — 449 ; 1925).

(6) Colin H. & Picault. — Détails de structure chez diverses sortes de Betteraves de culture. (Inst. Belge Am. Bett. — **5** ; 1935).

(7) Colin H. — Structure du cordon de la Betterave. (Inst. Belge Am. Bett. — **5** ; 1936).

(8) Colin H. — Structure du cordon de la Betterave. (Inst. Belge Am. Bett. — **2** ; 1937).

(9) Colin H. — Le Saccharose dans la Betterave. (Rev. Gén. Bot. — **28** : 289-299 ; 321-328 ; 368-380 ; 1916), — et Rev. Gén. Bot. — **29** — 21-32 — 56-64 — 89-96 — 113-127 — 1917.

(10) Artschwager E. — Anatomy of the vegetative organs of the Sugar Beet. (Journal Agric. Res. — **33** ; 143-156 ; 1926).

(11) Esau Kath. — Ontogeny of phloem in the sugar beet. (Am. Journ. Bot. — **21** : 632-644 ; 1934).

(12) Petri P. S. — Osservazioni sull'anatomia della **Beta vulgaris** L. (Ind. Sacch. Maggio ; 1938).

(13) Rowe E. A. — A study of Heart-rot of Young Sugar-beet Plants grown in Culture Solution. (Ann. of Bot. — **50** : 735 ; 1936).

(14) Lundegårdh H. — Die Kohlensaure assimilation der Zuckerrübe. (Flora. Allgem. Bot. Zeitung — **121** : 273-300 ; 1927).

(15) Lundegårdh H. — Photosynthesis of cultivated plants, its relation to yield and its dependence on climate and soil. (Centralanst. f. Forsokwas Stockholm — Medd. : 331 ; 1928),

(16) Lundegardh H. — Die Bedingungen der Kohlenhydrat produktion der pflanzen. (Inst. Inter. Rech. Bett. Bruxelles ; 1939).

plantes cultivées, a fixé les conditions optimum de l'absorption de CO_2 par la Betterave ; il a ensuite confirmé ses résultats de laboratoire par des essais en serre et en champs de culture à diverses latitudes, la Suède se prêtant particulièrement bien à des travaux de ce genre. Assez récemment, SCHMIDT (1936) (1) a publié un compte-rendu de recherches qu'il a réalisées à Klein Wanzleben sur la physiologie de la Betterave. Il insiste, avec beaucoup de raison nous semble-t-il, sur la nécessité absolue de perfectionner les méthodes d'investigation.

Il nous est particulièrement agréable de citer pour terminer la communication dans laquelle H. COLIN (1939) (2) montre l'intérêt d'une connaissance comparative des Betteraves sucrières et fourragères non plus seulement à l'état adulte mais aussi à l'état jeune.

*
* *

L'étude des états jeunes de ces deux types de betteraves faite par H. COLIN est fort instructive ; elle remet en honneur le conseil donné par GFSCHWIND et rappelé au début de ce chapitre. Elle fait voir, par la même occasion, combien il est important et urgent de connaître, dans un même type de Betteraves, les sucrières par exemple, les rapports entre les caractéristiques des plantes à l'état jeune et à l'état adulte.

Il est d'ailleurs évident que l'état d'une plante dans les mois qui précèdent la récolte est sous la dépendance directe de ce qu'elle a été auparavant, non pas seulement au point de vue des maladies ou des accidents éventuels qu'elle aurait subis, mais aussi de la manière plus ou moins heureuse dont elle a pu réaliser les étapes successives de sa germination, de sa croissance juvénile, de son développement. En effet, des conditions optimales de milieu ne donnent pas le même rendement sur une plante vigoureuse que sur une plante également saine mais moins bien venue. De même, il est impossible d'obtenir chez un animal adulte, les qualités marquantes pour lequel il a été élevé, s'il a eu une jeunesse difficile.

Cette notion empirique est confirmée par des résultats récents dans les recherches de Biologie végétale.

Il est peut-être opportun de les rappeler brièvement ici puisqu'aussi bien c'est à ce problème que notre travail s'est consacré.

On sait aujourd'hui que le développement d'une plante consiste en une succession d'étapes qualitativement différentes. Elles ne sont pas toutes perceptibles morphologiquement, car certaines peuvent être caractérisées par des ajustements biochimiques internes. Elles exigent aussi chacune des conditions particulières de milieu.

---

(1) SCHMIDT. — Methodische Helfsmittel zur physiologischen Leutungsprüfung der Zuckerrübe. (Deutsch. Zucker. ind. p. 547 ; 1936).

(2) COLIN H. — Le chimisme des diverses sortes de Betteraves dans les toutes premières phases de végétation. (Inst. Intern. Rech. Bett. — Bruxelles ; 1939)

Un végétal quelconque ne peut présenter les activités caractéristiques d'une phase déterminée (par exemple, germination, floraison, etc...), sans avoir réussi à accomplir dans des conditions définies de milieu et pendant un temps déterminé les réactions de la phase précédente.

C'est ainsi que LYSENKO (1928) (1) a montré clairement qu'il existe une phase pour le Coton pendant laquelle cette plante doit nécessairement subir une température assez haute ; des plantules de Coton mises pendant 15 à 20 jours à 25-30° C., puis cultivées à 10-15° fleurissent parfaitement au bout d'un certain temps : mais elles ne fleurissent jamais si elles sont placées 15-20 jours à 10-15° C. et cultivées ensuite comme précédemment.

On constate donc que la température de 25-30° C. n'est pas nécessaire au moment de la formation des boutons floraux, mais qu'elle est absolument indispensable pour provoquer les phénomènes biochimiques internes qui aboutiront plus tard à la formation de ces boutons.

Dans d'autres espèces, au contraire, c'est une température basse qui provoque les réactions internes, conditionnant l'évolution ultérieure de certaines phases (Blé, Betterave, etc..).

Les nombreuses expériences réalisées sur les céréales, le coton, etc., par l'Ecole soviétique notamment, mettent bien en évidence le déroulement de phénomènes biochimiques successifs, caractéristiques des phases de développement. Ces phénomènes internes, sont dans une grande mesure indépendants de l'allongement du végétal, de sa taille, c'est-à-dire de sa croissance. Ce point est la clé de voûte de la théorie de LYSENKO. D'après ce dernier auteur, le développement d'une plante et sa croissance ne sont pas choses identiques. La croissance est définie comme la fonction qui provoque les changements de taille et de poids d'un organe végétal quelconque (tige, racine) ; le développement est la série des réajustements internes que la plante entreprend dans son méristème au cours de son ontogenèse pour aboutir en fin de compte à la reproduction sexuelle (floraison).

LJUBIMENKO (1933) (2) dissocie très bien ces deux phénomènes dans une expérience sur Lupin ; il enlève les feuilles de divers individus et il constate que la *croissance* est réduite en proportion de la diminution de la surface verte, active à la lumière ; les plantes sont plus petites et pèsent moins, les fleurs sont moins nombreuses que sur les témoins ; mais cependant, les plantes mutilées fleurissent en même temps que les plantes normales. Cette variation quantitative provoquée dans la croissance n'a pas d'action sur la *vitesse de développement* et l'apparition de la sexualité.

Les changements phasiques du développement sont graduels, cumulatifs et irréversibles : *ils se produisent au sein des tissus caractéristiques*

(1) LYSENKO T. D. — (Trud. Azerbaidz. Sta. — **5** : 1-168 ; 1928).
(2) LJUBIMENKO V. — (Sovetsk. Bot. — **6** : 3-30 ; 1933).

de l'embryon végétal dès le réveil de celui-ci et plus tard dans les tissus qui existent au sommet des tiges et des racines. Ces tissus, méristèmes ou plutôt proméristèmes, sont responsables de la constitution progressive des organes : nouvelles portions de tiges ou de racines, feuilles, bourgeons, fleurs : ce sont donc les cellules de ces tissus formateurs qui sont le siège des réajustements biochimiques en question, LYSENKO (1. c.), RICHTER (1933) (1).

L'un de nous (1928) (2), à propos d'une étude sur les plantules à divers âges, de *Iriartea exhorrhiza*, Palmier amazonien possédant des racines-échasses, à structure très spéciale et progressivement compliquée, qui s'insèrent une à une à divers niveaux successivement sur la tige, avait donné concernant les structures caractéristiques de chacune de ces racines la même explication que LYSENKO et RICHTER : Ces structures sont fonction du développement ontogénique de la tige, autrement dit, de l'âge physiologique du méristème de la tige au moment où les nœuds successifs sont formés ainsi que les germes radiculaires : « ... Therefore, the parallel variations of structure in » roots and stems may be explained by the modifications of the phy» siological conditions which surround (i. e. caracterise) the me» ristem in the course of development... » (p. 471).

LYSENKO en 1932 (3) confirme cette manière de voir dans une expérience sur Soja : il réalise des boutures à partir des rameaux pris à chaque nœud sur la tige principale. Ces boutures fleurissent d'autant plus vite que les rameaux dont elles proviennent étaient insérés plus haut sur la tige ; donc « les tissus sont qualitativement » différents aux divers niveaux de celle-ci. Les parties les plus basses » bien que plus anciennes sont moins avancées en développement » que les tissus situés plus haut ». (cité d'après R. O. WHYTE (1939) (1. c.).

Le point essentiel de ces considérations c'est qu'une plante n'est pas comparable à elle-même aux différents moments de sa vie, morphologiquement, physiologiquement et biochimiquement et que, de plus, *elle réagit aux facteurs du milieu de manière déterminée mais non constante pendant tout le cycle biologique.*

*
* *

Cependant, il serait périlleux voire impossible, avant que le terrain ait été déblayé, d'entreprendre une étude du *développement phasique* de la Betterave dans le sens défini plus haut. Il y a un travail préliminaire à réaliser. C'est ce que nous avons tenté dans le présent mémoire.

---

(1) RICHTER A., RANCAN V. & PEKKER M. — Doke. Akad. Nauk. S. S. S. R. — **2 : 72-77** ; 1933).

(2) BOUILLENNE R. — Differentiation in higher plants. (Plant Physiology — **3 : 421** ; 1928).

(3) LYSENKO F. D. — (Bull. Jarov. — **1 : 213** ; 4 ; 1932).

Nous avons cherché à obtenir une connaissance aussi approfondie que possible de l'ensemble des états successifs par lesquels passe chaque individu d'une variété donnée au cours de sa vie saisonnière. Dans ce but, nous avons mené trois séries d'observations simultanées, morphologique anatomique, et chimique, sur racines comme sur feuilles. Ces observations et analyses ont montré des coïncidences marquées dans l'évolution des formes, des structures et du contenu chimique, mettant en évidence l'existence d'étapes caractéristiques dans la vie de l'organisme total. Ces étapes ne peuvent pas être considérées comme des phases proprement dites ; elles correspondent, selon nous, à des âges physiologiques. (voir chap. V).

CHAPITRE II.

MATERIEL ET TECHNIQUE.

Notre matériel d'étude comprend deux variétés de betteraves sucrières l'une, « Klein Wanzleben N, à grand bouquet foliaire, l'autre « Hilleshög » à petit bouquet foliaire. Ces betteraves proviennent de 2 parcelles d'un champ d'essais (1) de l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave situé à Gossoncourt près Tirlemont. Les caractéristiques de cette culture que l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave a bien voulu nous communiquer, se présentent comme suit :

Analyse du sol :

pH	Besoin en CaO	N.		P_2O_5		K_2O	
		Mgr./ Kg.	Besoin Ha. Kg.	Mgr./	Besoin Ha. Kg.	Mgr./ Kg	Besoin Ha. Kg.
8.1	—	35	90	200	60	160	200

Assolement : 1935 betteraves — 1936 avoine — 1937 froment puis vesces.
Fumure à l'Ha : organique : fumier néant ; vesces enfouies en novembre 1937.
minérale : 120 Kgs N — Sulfate d'Ammoniaque à 20 % N.
70 Kg. P_2O_5 — Superphosphate à 14 % P_2O_5.
200 Kg. K_2O — KCl à 40 % K_2O.
20 Kg. Borax.
Application des engrais : 11 Avril 1938.
Date de la plantation : 20 avril 1938.
Ecartement : 40 × 30 cm. — Plantes à l'Ha : 83.333.
Nombre plantes par parcelle : 7 lignes de 50 betteraves = 350 betteraves.
Superficie d'une parcelle : 2.80 m. × 15 m. = 42 m².

Afin de permettre au lecteur de suivre aisément les fluctuations du climat de juin à octobre 1938, nous donnons les courbes des températures maxima et minima ainsi que les courbes de pluviosité en mm. pendant cette période.

(1) Nous tenons à remercier ici Mr. Pitsaer, propriétaire de ce champ mis à la disposition de l'I. B. A. B. et grâce à qui nous avons pu mener à bien la présente étude.

TABLEAU I. **Abrégé des Bulletins Météorologiques — 1938 — (Uccle).**

ression Baromét.	Vents	Orages	Insolation	Température	Humidité	Précipitat. moy.	
Uccle à O°. 014.6 mbars. Norm. 1015.2).	44 % à préd. N. dont 32% N.N.E. à E.N.E. Vitesse 4.2 m./sec. 30 mai: forte tempête.	Nombreux orages pdt 2de quinzaine, en général pas violents. Locaux : 16, 17, 23, 25, 28. Répandus : 24, 27, 30. Grêles locales.	188 heures. (217 norm.)	Temp. moy. 11°4. du 1 au 2 : 6°6. du 6 au 10 : 8°2. du 19 au 21 : 8°1. du 12 au 17 : 16°2. Gelées : le 5, du 7 au 13, les 20-25	77 %	59.4 mm. en 18 jours.	Le mois de mai a été venteux et froid, même très froid par période, tandis que la pluviosité, l'humidité et l'insolation sont assez voisins de la norm
018.3 mbars.	Prédomin. S. W. surtout W.S.W. courants N. E. presque nul. Tempête le 29. Vitesse moyenne : 4.2 m./sec.	Légers orages le 3 et le 5. Orages et très fortes pluies les 1, 8 et 9. Grêle p. endroits.	257 heures 50 (200 norm.)	Temp. moy. 16°. du 10 au 16 environ 12°. Gelées les 6, 16, 22.	Normale	31.8 mm. en 12 jours. des 2 dernières décades très sèches.	Juin a été sec, assez chaud et très ensoleillé, venteux, par périodes, nos régions se trouvant assez souvent en bordure de zones anticycloniques.
015.9 mbars.	Forte prédominance S. à W. N. et E. rares. Vitesse moyenne 3.3 m./sec.	Orages peu violts. Locaux 2, 3, 6, 16, 24, 29. Orages et froid : 5, 7, 15, 26. Peu de grêle.	177 heures 15 (203 h. norm.) les 2 premiers tiers peu ensoleillés 3e décade très ensoleillée.	Temp. moy. 16°4. Temp. moy. 1re décade 14°3. Temp. moy. 3e décade 20°5.	Elevée 81 %. 3 jours de brouillard.	47.7 mm. en 19 jours. Centre du pays déficitaire en eau. Pluies irrég. dist.	Juillet a d'abord été frais et pluvieux, puis beau et chaud.
014,2 mbars.	Prédomin. N. E. Nombreux calmes Vitesse moyenne: 3.1 m./sec.	Très orageux. 13 journées orageuses avec fréquentes pluies diluviennes.	193 heures 35 (201 h. norm.) 1e décade t. ensol. 3e décade t. ensol.	Temp. moy. 17°9. Temp. moy. 1e décade : 22°2 le mois d'août le plus chaud, depuis 1911.	Elevée 83 %. Pluie dépassant la normale sur la rive dr. Meuse et en Hesbaye.	63,6 mm. en 19 jours.	Le mois d'août a été chaud, humide et très orageux.
017 mbars	Forte prédominance S. Au début d. mois, courants N. E.	Orages peu nombreux de faible intensité : les 4, 5, 7, 19. 23 et 29.	174 h. (161 norm.) 1e et 2e décade particulièrement ensoleillées.	Temp. moy. 15°3. 3e décade. Temp. moy. 18°. (norm. 12°7).	85 %. (83 % norm.)	34.5 mm. en 17 jours.	Le mois de septembre a été assez chaud, ensoleillé et déficitaire en pluie.
014,4 mbars	Forte préd. S.W. Vents violents pdt 1e décade surtout. Vitesse moyenne: 4.3 m./sec. Tempêtes : 2, 3, 5, 7, 8, 13, 31.	Orage le 5.	115 heures 05 (114 h. norm.)	Temp. moy. 9°9. Gelées : les 15, 16 du 20 au 26. du 28 au 31.	85 %. (87 % norm.)	82.9 mm. en 19 jours.	Tous les éléments caractéristiques du temps en Octobre, ont eu des valeurs moyennes très voisines des normales. Légers excès en pluviosité et vit. du vent.

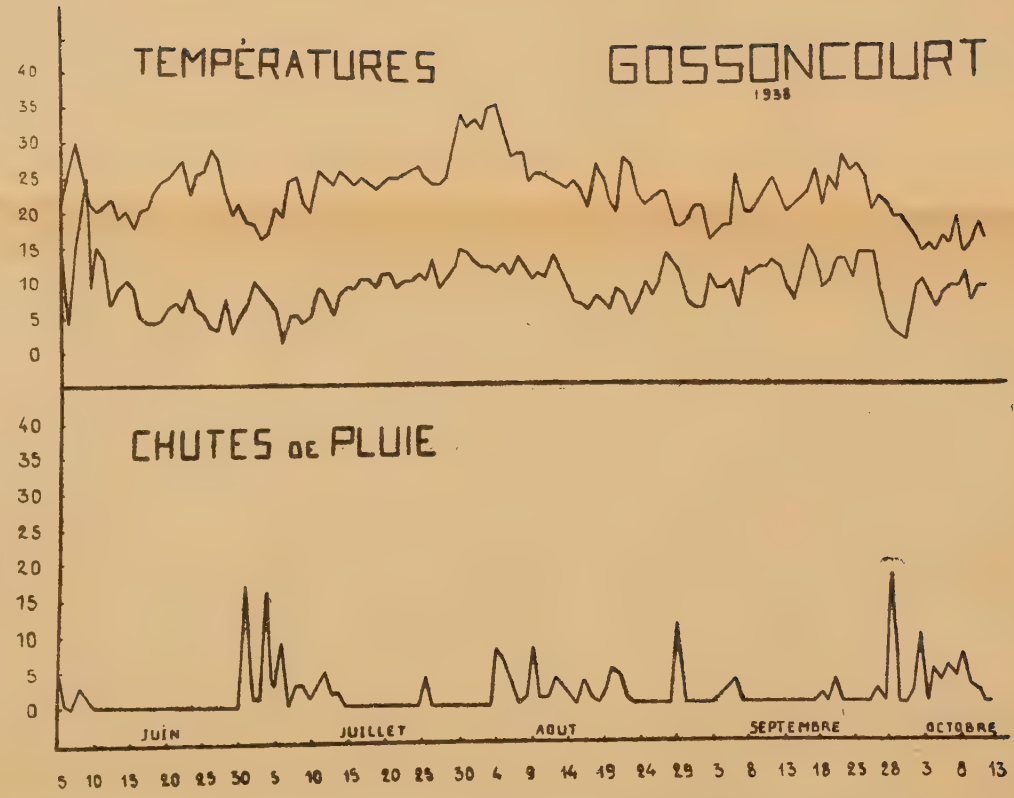


FIG. 1. — Diagramme des températures et des chutes de pluies enregistrées au champ d'aviation de Gossoncourt, qui se trouve au voisinage immédiat de notre champ d'essais et obligeamment communiquées par les autorités de ce champ.

Ces renseignements nous ont été aimablement fournis par les autorités du champ d'aviation de Gossoncourt situé à environ 2 km. du champ d'essais.

Les courbes marquent assez nettement trois grandes périodes pluvieuses au début de juillet, début d'août et début d'octobre, avec des périodes intermédiaires sèches et chaudes en juin, fin juillet et septembre.

Nous y ajoutons un résumé de l'évolution du climat général en Belgique pendant la même période, tiré des publications de l'Institut Royal météorologique de Belgique. (Voir Tableau I).

*
* *

Notre étude a commencé le 1er juin 1938, c'est-à-dire au moment où les betteraves avaient 6 feuilles.

*
* *

Nous avons procédé aux observations et aux prélèvements d'échantillons les mardis 21 juin, 5 juillet, 19 juillet, 2 août 16 août, 30 août, 13 septembre, 27 septembre et 12 octobre. Ces prélèvements ont eu lieu chaque fois à 7 heures du matin. L'arrachage du champ a eu lieu le 24 octobre.

Pour les raisons que nous avons exposées dans l'introduction, nous avons limité nos analyses à un nombre restreint d'individus choisis avec un soin tout particulier, parmi les betteraves les plus saines et les plus régulières de chacune des parcelles. Nous avons systématiquement écarté les petites plantes peu développées, ainsi que les betteraves anormalement grosses. Aux jours fixés et *après un examen attentif de l'ensemble des parcelles*, nous avons extrait de chacune d'elles 5 à 10 échantillons de choix ; nous avons ainsi analysé la betterave représentant le mieux pour chaque parcelle, l'état d'avancement moyen de la végétation à la date considérée. En outre, nous avons procédé le 11 juillet, le 1er août, le 3 septembre et le 26 septembre, au dénombrement exact des feuilles et des bourgeons adventifs de 100 plantes moyennes non déterrées de chacune des variétés.

Les observations sur les betteraves ramenées des champs au laboratoire comportent : dénombrement des feuilles, mesure de la hauteur du bouquet foliaire, de la hauteur et du plus grand diamètre de la racine, pesée du bouquet foliaire et pesée de la racine.

La préparation du matériel en vue des analyses est conduite comme

suit : les feuilles sont une à une détachées du collet à la base des pétioles. On choisit ensuite parmi les feuilles adultes (1) bien saines, 2, 3 ou 4 échantillons selon la grandeur de la plante et on sépare chacune des 2 moitiés du limbe de la nervure principale qui reste fixée au pétiole.

Les limbes sont réunis d'une part et les pétioles avec la nervure principale de l'autre. On y prélève immédiatement les quantités nécessaires aux analyses des sucres et des matières sèches. Chez les jeunes plantes la racine privée des radicelles, est prise entièrement, tandis que chez les individus plus gros, on en prélève un coin sur toute la hauteur. L'échantillon est passé à la râpe immédiatement avant analyse.

La *matière sèche* est déterminée par chauffage jusqu'à poids constant, à l'étuve règlée à 103°. Quelques gouttes d'alcool à 95° sont ajoutées au début de la dessication pour éviter les fermentations. Les résultats de ces analyses sont exprimés en pour cent de matières fraîches.

Etant donné notre échantillonnage volontairement réduit et nos multiples analyses de jeunes plantules, nous avons eu recours pour les dosages d'azote et de sucre aux techniques d'analyses microchimiques.

L'*azote total* est déterminé au Microkjeldahl sur les matières sèches, selon la méthode décrite par PREGL (2) :

> 3 à 15 mgr. de matière sèche finement pulvérisée et conservée à l'exsiccateur, sont introduits dans un ballon de microkjeldahl en évitant tout contact avec le col du ballon. On y ajoute aussitôt 2,5 c.c H_2SO_4 purissime provenant d'une bouteille fraîchement débouchée afin d'éviter toute absorption d'humidité. Au cas où de la matière adhérerait au col, celui-ci serait rincé au moyen de cet acide. On introduit ensuite une dose définie une fois pour toute (contenu d'une petite cuiller plate en nickel) de Cu SO_4 anhydre pulvérisé et une dose de K_2SO_4. On chauffe à la flamme sur toile amiantée jusqu'à décoloration complète en ayant soin de maintenir le quart supérieur du col rigoureusement froid.
>
> En règle générale, le chauffage est terminé en 2 ou 3 heures. S'il se prolonge, c'est ou bien qu'on a pesé trop de matière, ou bien qu'il subsiste de l'humidité ; le liquide dans ce dernier cas reste bleu ($CuSO_4$ hydraté) et émet de la vapeur d'eau qui se condense dans la partie froide du col.
>
> Après refroidissement complet, le liquide est transvasé avec toutes les précautions désirables dans l'appareil distillateur de Parnas et Wagner et le ballon est rincé 7 fois à l'eau distillée. 5 cc. d'HCl N/70

---

(1) Pour la définition des feuilles adultes nous renvoyons aux pages 119 et 136.

(2) PREGL F. — La microanalyse organique quantitative, traduit par Welter G. (Les Presses Universitaires de France — Paris ; 1923).

sont introduits dans le vase de Berlin, ainsi que 2 gouttes d'indicateur Ter Meulen (200 mgr. Rouge Methyl dans 100 cc. alcool à 50° + 125 mgr. Bleu de Méthylène dans 50 cc. alcool à 94°) et l'entonnoir suspendu au tube de condensation et légèrement immergé dans la solution titrée.

On ajoute au ballon distillateur 25 cc. d'une solution NaOH 40 % renfermant 5 % $Na_2S_2O_3$ et on rebouche soigneusement. L'eau d'entraînement est portée à l'ébullition dont l'intensité est règlée de manière à éviter un barbotage trop violent. On maintient sous le ballon une petite flamme. Pour une prise d'essai de 5 à 10 mgr., l'entraînement d'NH_3 est terminé après 4 minutes environ. On s'en assure par une touche au tournesol. Nous avons généralement distillé pendant 6 minutes

Le titrage s'effectue à la microburette. Le virage du violet au vert de l'indicateur de Ter Meulen est extrêmement net et précis. La précision de ce dosage est de l'ordre de 1 %. Le résultat est exprimé en % de matière sèche.

L'*azote protéinique* est dosé de la même manière et avec la même précision, après coagulation des protéines à l'eau distillée bouillante renfermant 0,1 % d'acide tannique pur et lavage abondant du précipité sur microfiltre en laine de verre par cette même solution bouillante. Avant le Kjeldahl les matières protéiques sont séchées à l'étuve jusqu'à poids constant.

Les sucres totaux solubles sont déterminés, dans les grosses racines, au polarimètre — (défécation à froid à l'acétate neutre de plomb — 26 gr. de pulpe portés à 200 cc. — digestion à chaud).

Pour l'analyse des sucres dans les feuilles, nous n'avons pas envisagé la technique d'extraction à l'alcool préconisée par H. COLIN (13). Elle est trop longue pour être appliquée dans un travail aussi étendu que celui que nous avons réalisé dans le délai de 4 mois imposé par la végétation.

Nous avons utilisé pour les petites racines et pour les feuilles la méthode mise au point et décrite par M. et R. BOUILLENNE (1933-1935) (1). Ces auteurs la résument comme suit :

« 3 à 10 gr. du matériel végétal frais sont finement découpés dans de l'eau bouillante contenant un peu de Ca CO_3. La température d'ébullition est maintenue pendant 3-5 minutes. On décante rapidement ; les tissus découpés sont ensuite broyés au mortier, repris par quelques cc. d'eau bouillante et soumis à nouveau à l'ébullition pendant 3 minutes. L'opération est répétée une fois encore. Les différen-

(1) BOUILLENNE M. & BOUILLENNE R. — Les sucres solubles dans *Mercurialis perennis* L. (1re note). (Bull. Acad. Roy. Sc. Belg. : 849-866 ; 1933) — (deuxième note) (Bull. Acad. Roy. Sc. Belg. — **6** : 642-658 ; 1935).

tes portions d'extraits sont réunies. Après refroidissement, l'extrait est filtré, les résidus d'extraction rincés sur filtre jusqu'à extraction complète du matériel soluble. Le filtrat total est amené à un volume déterminé. L'extrait aqueux obtenu est divisé en deux parties pour la détermination du pouvoir réducteur avant et après hydrolyse ».

L'hydrolyse des carbohydrates solubles est réalisée sur 25 cc. de l'extrait + 2 cc. H_2SO_4 N à 80° pendant 30 minutes. Refroidissement et neutralisation au moyen de 1.8 cc. NaOH N.

Les extraits sont déféqués avec 5 cc. d'acétate neutre de plomb à 10 % et amenés à volume constant. Les extraits déféqués sont ensuite filtrés et le filtrat est débarrassé du Pb en excès au moyen de la quantité nécessaire et non excessive de Na_2CO_3 sec. Après filtration le filtrat est décoloré à froid par une pincée de noir animal chimiquement pur.

Pour cette dernière opération, il convient d'ajouter une très petite quantité de noir animal purissime Merck, toujours la même (une pointe de scalpel). MICHAELIS (1926) (1) a en effet montré que le charbon, même le plus pur, adsorbe une quantité d'oses.

La détermination du pouvoir réducteur, avant et après hydrolyse des extraits purifiés est effectuée par la méthode colorimétrique de FOLIN-WU (2) basée sur l'intensité de la couleur bleue, due à la réduction de l'acide molybdique par le Cu réduit. Le pouvoir réducteur est calculé en glucose et exprimé en % de matière fraîche et calculé éventuellement en % de matière sèche.

Nous renvoyons le lecteur au travail original de FOLIN-WU et aux discussions de M. et R. BOUILLENNE (l. c.) au sujet des détails, de la précision de cette technique, et de la comparaison avec d'autres méthodes.

Les cendres sont déterminées par calcination au moufle à température aussi basse que possible jusqu'à poids constant (400-450°). Elles sont exprimées en % de matière sèche.

Il est regrettable que nous n'ayions pu entamer nos recherches dès le moment des semailles ; le cycle de la végétation eut été examiné complètement dans la même année.

Cependant, afin de nous faire une idée de l'ensemble de ce cycle, nous avons reporté en 1939, l'étude de la première période, allant de la germination au stade de 6 feuilles.

---

(1) MICHAELIS. — Hydrogen Ion concentration. (The Williams and Wilkins Co. Baltimore ; 1926).

(2) FOLIN & WU. — A system of blood analysis. (Journal Biol. Chem. — **41** : 367 ; 1920). Voir aussi MATHEWS A. : Physiological Chemistry, p. 1100 (William Wood and Co., N. York ; 1925).

Nous avons semé en mars 1939 des glomérules des mêmes variétés dans de la terre amenée de Hesbaye au Jardin de Botanique de Liége ; mais aussi nous avons étudié les jeunes plants de ces variétés, en place, dans le champ d'essais de Gossoncourt. La germination a été ralentie par les conditions climatiques défavorables de ce printemps. Cependant, les cultures se sont développées normalement et les résultats qu'elles ont fournis se raccordent parfaitement à ceux de l'année précédente.

Nous nous défendons pourtant de vouloir tirer de cette concordance des conclusions trop catégoriques. Tout en acceptant à titre provisoire ce résultat favorable, nous nous réservons de le vérifier prochainement.

CHAPITRE III.

RESULTATS EXPERIMENTAUX.

A. — Observations générales sur la croissance de la Betterave.

L'observation périodique des champs de culture nous permet de retracer le développement progressif de la Betterave, c'est-à-dire son ontogénie, au cours de l'année 1938, depuis le 1er juin jusqu'au moment de l'arrachage le 24 octobre.

Le 1er juin, les Betteraves possédaient 6 feuilles. Les stades précédents ont été étudiés au printemps 1939. Ces premiers stades ont d'ailleurs été soigneusement décrits antérieurement par plusieurs auteurs.

Voici le résultat de nos observations (Tableau II).

En Belgique, les Betteraves sont semées généralement en avril ou au début de mai. Le processus de la germination prend, dans des conditions normales du milieu extérieur une dizaine de jours environ. Puis apparaissent les 2 premières feuilles qui sont opposées l'une à l'autre et disposées perpendiculairement au plan passant par les deux cotylédons (fig. 2 et 3).

Enfin, la tige se développe, mais elle reste très courte. D'autres feuilles se montrent suivant les règles phyllotaxiques qui ont été bien mises en évidence par STEHLIK (1938) (1). La racine s'épaissit.

Nous allons examiner dans le temps, l'évolution de la Betterave en nous attachant au nombre de feuilles, à la hauteur et au poids du bouquet foliaire ; de même au diamètre et au poids de la racine.

Les mensurations et pesées, observées en 1939, concernant les premiers stades (Tableau II (III)) ne sont pas reprises dans le texte et dans les divers diagrammes ci-après ; elles seront trouvées, tout au moins pour la variété Hilleshög, dans le diagramme général de la fig. 40. Elles ne donnent d'ailleurs pas lieu à des commentaires particuliers.

Au cours des observations de 1938, nous avons été frappés par deux phénomènes qui ont été déjà signalés par certains auteurs mais auxquels nous attachons une grande importance : d'un côté, déchirure de l'hypocotyle à l'endroit de son union avec la racine principale ainsi que décortication des tissus de ces deux organes et d'un autre côté, réveil de bourgeons axillaires sur le collet (fig. 4, 5, 6).

(1) STEHLIK. — La feuille de la Betterave sucrière. (Inst. Belge Amélior. Bett. — 3 ; 1938).

FIG. 2. — Plantule de Betterave (Klein Wanzleben N.) (champ d'essais à Gosson-court), montrant le début de l'étalement des 2 cotylédons insérés sur l'hypocotyle ; la racine principale s'allonge et est en train de se couvrir de radicelles. Les premières feuilles de la gemmule (future tige) entre les 2 cotylédons ne sont pas encore visibles.

(Les plantules de la variété Hilleshög se présentent, à ce stade, de manière identique).

FIG. 3. — Plantule de Betterave (Klein Wanzleben N.) (champ d'essais à Gosson-court) à un stade plus évolué que celui de la Fig. 2. Les cotylédons se sont allongés ; les 2 premières feuilles ont apparu et grandissent.

(Les plantules de la variété Hilleshög se présentent à ce stade, de manière identique).

FIG. 4. — Jeune plante de Betterave (Klein Wanzleben N) (champ d'essais à Gossoncourt). Entre les cotylédons se développe un petit bouquet foliaire comportant 6 feuilles. Début de la déchirure et de la décortication de l'hypocotyle.

FIG. 5. — Betterave (Klein Wanzleben N.) : champ d'essais à Gossoncourt, portant 12-13 feuilles ; les cotylédons sont tombés ; l'hypocotyle et la racine marquent une tubérisation déjà importante.

FIG. 6. — Betterave de 16 feuilles environ (Hilleshög) (champ d'essai à Gossoncourt). Les bourgeons axillaires se sont réveillés et se développent par suite de la rupture du méristème de la tige, rupture provoquée par une tubérisation intense et rapide. Plusieurs grandes feuilles ont été enlevées en vue du dessin.

TABLEAU II.

Observations morphologiques et mensurations concernant les feuilles et les racines des variétés Klein Wanzleben N. et Hilleshög.

I. — Betteraves à Grand Bouquet Foliaire.

Gossoncourt. Juillet-Octobre 1938.

Dans chaque cas, un individu est analysé, dont la forme, la taille et l'âge, représentent la moyenne de 200 betteraves soigneusement examinées.

	21 Juin 1938	5 Juil.	19 Juil.	2 Août	17 Août	30 Août	13 Sept.	27 Sept.	12 Oct.	24 Oct. I.B.A.B. Moyenne à l'arrachage
Feuilles										
Nombre de feuil. présentes . . .	—	20	20	24	30	37	40	40	44	
Hauteur en mm.	—	380	500	700	650	600	440	550	520	
Poids frais en gr.	—	266	632	689	730	—	670	670	450	410
Racines										
Diam. en mm. .	—	50	65	70	90	110	100	85	105	
Poids en gr. . .	—	75.7	145.5	249	448	790	670	515	870	493

II. — Betteraves à Petit Bouquet Foliaire.

Juin-Octobre 1938. (Ces chiffres servent de base au diagramme ultérieur de la Fig. 40).

Feuilles										
Nombre de feuil. présentes . . .	13	16	20	24	30	37	42	35	37	
Hauteur en mm.	260	300	450	450	500	500	500	500	400	
Poids frais en gr.	51.06	53.75	354	465	412	—	760	580	470	391
Racines										
Diam. en mm. .	16	20	70	70	90	100	120	110	100	
Poids en gr. . .	5.16	11.05	158.8	195	450	710	1000	930	820	482

Suite du Tableau II.

III. — **Résultats de l'observation des plantules des deux variétés aux premiers stades de développement. (Les résultats ne sont pas exprimés chronologiquement, mais sont rapportés à trois étapes successives caractéristiques, déterminées par notre étude faite en 1938).**

Gossoncourt et Liége, Mars-Mai 1939. (Ces chiffres servent de base au diagramme de la Fig. 40)

Stades	Les 2 Cotylédons étalés		2 Feuilles visibles		6 Feuilles	
Variétés	petit bouquet	grand bouquet	petit bouquet	grand bouquet	petit bouquet	grand bouquet
Feuilles	(Cotyl.)	(Cotyl.)				
Haut. en mm.	12	12	30	30	—	—
Poids en gr.	0,025	0,044	0,27	0.28	1.45	1.70
Racines						
Diam. en mm	1	1	1.5	1,5	4	3.5
Poids frais en gr.	0,022	0,026	0.029	0.03	0.139	0.141
Longueur totale racine & radicelles en mm.	50	50	120	120	200	150

Nombre de feuilles.

Nous considérons que le nombre de feuilles que portent à chaque instant les Betteraves est un facteur essentiel, non seulement de leur vigueur individuelle, mais aussi de leur richesse saccharine. Le dénombrement des feuilles au cours de la période végétative met en évidence des phénomènes particuliers, mais il nécessite une technique fort compliquée que BOONSTRA (1937) (1) a mise au point.

(1) BOONSTRA. — Rasverschillen bij Bieten. (Med. Inst. Suik. Bergen op Zoom ; 1937).

Nous avons cherché à savoir si nos observations sur nombre restreint d'individus permettaient de dégager l'allure de l'évolution du bouquet foliaire. Nous confirmons les excellentes observations de BOONSTRA. Le tableau II et la figure 7 exposent nos résultats.

Le nombre de feuilles augmente régulièrement jusqu'à la fin du mois d'août. Grâce à l'activité méristématique de la tige, les feuilles nouvelles apparaissent au centre du bouquet. A cette époque, il y a environ 30 à 40, quelquefois 50 feuilles. Les premières feuilles de la Betterave ont vieilli ; elles fanent spontanément et disparaissent. Cette élimination des premières feuilles peut être hâtée par des conditions défavorables du milieu extérieur (*) ; elle est compensée par l'apparition de feuilles nouvelles, d'où il résulte un plateau dans la courbe du nombre de feuilles. Lorsque les conditions extérieures ne sont pas exceptionnelles, une Betterave saine peut porter un nombre à peu près constant de feuilles (40 à 50 feuilles). Dans la fig. 7 les Betteraves étaient atteintes de jaunisse et le plateau s'est stabilisé autour de 30 à 40 feuilles. Les deux variétés à petit et grand bouquets foliaires se sont comportées de manière parallèle.

Hauteur du bouquet foliaire.

Les chiffres du tableau II et de la figure 8 ont été obtenus en mesurant la hauteur de la plus grande feuille se trouvant dans le bouquet foliaire à chaque époque d'observation.

Bien que chaque fois, il s'agisse de Betteraves différentes, les hauteurs en mm. concernant la variété à petit bouquet foliaire sont particulièrement démonstratives.

La hauteur augmente jusqu'au milieu d'août et se maintient à ce plateau maximum de 500 mm. dans le courant de septembre ; elle diminue ensuite peu à peu jusqu'en fin de végétation.

Cette diminution s'explique par le fait que les feuilles qui ont grandi en fin de végétation et qui constituent en quelque sorte le bouquet foliaire du moment sont sensiblement moins longues que les précédentes.

Nous avons des courbes de même allure générale pour les deux variétés. La plus typiquement régulière est celle donnée par la variété à petit bouquet foliaire. La variété à grand bouquet semble avoir été particulièrement sensible à une longue période de sécheresse, ainsi que le révèle le

(*) C'est le cas pour certaines Betteraves, comme par exemple celle à petit bouquet foliaire, examinée le 27 septembre [Tableau II, (II)], qui a moins de feuilles que celles examinées le 30 Août et le 13 septembre.

point aberrant du 13/9. Cet accoup ne masque cependant pas que, dans la variété à grand bouquet comme dans l'autre, la taille des feuilles apparues en fin de végétation subit une réduction.

De plus, à ce moment, les différences variétales de la hauteur sont fortement atténuées.

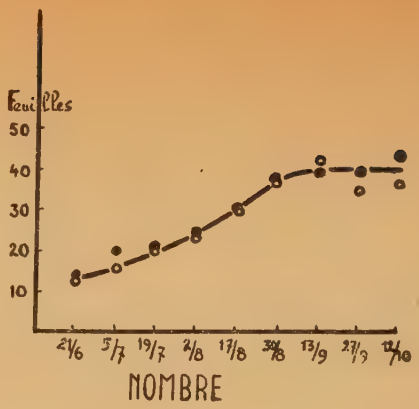


Fig. 7.

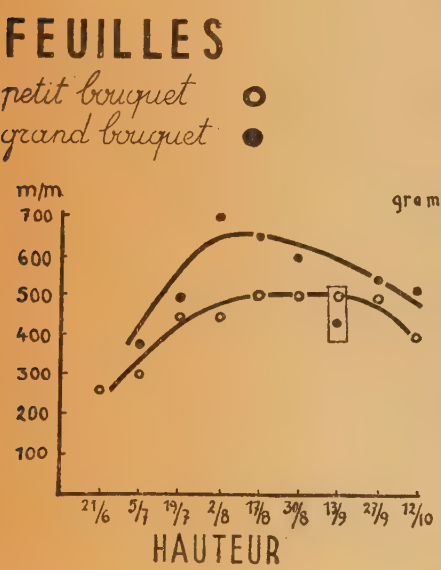


Fig. 8.

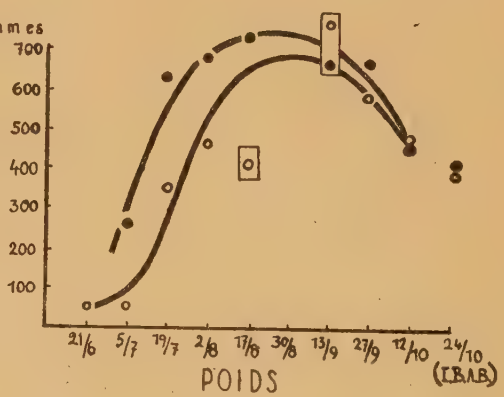


Fig. 9.

Poids du bouquet foliaire.

Nous avons détaché une à une toutes les feuilles de chaque Betterave envisagée aux diverses époques et nous les avons pesées ensemble. On constate que pour le grand bouquet foliaire, la courbe des poids frais, atteints aux diverses époques de nos observations, est une courbe en cloche très nette, montrant une augmentation rapide jusqu'à la fin du mois d'août, une stabilisation du poids jusque vers la fin septembre, une diminution fort nette vers l'époque de la récolte. Nous avons indiqué à l'extrême droite du graphique (fig. 9) le point représentatif du poids moyen (établi par l'I.B.A.B.), de cette variété au moment de la récolte, le 24 octobre (*). Ce

(*) Les mesures moyennes de l'I.B.A.B., ont été faites sur l'ensemble des Betteraves, petites ou grosses de chacune des parcelles ; Betteraves qui ont été décolletées à la base du collet selon le procédé courant.

point est dans le prolongement de notre courbe et en confirme l'allure générale.

Pour la variété à petit bouquet foliaire, les chiffres de poids donnent une courbe moins régulière mais cependant dans son allure générale elle représente une montée rapide et une diminution en fin de végétation. De plus, le point moyen obtenu par l'I.B.A.B., le 24 octobre est également dans le prolongement des nôtres.

Cette diminution de poids du bouquet foliaire constatée dans nos observations sur nombre restreint d'individus, n'est pas la conséquence de notre technique d'échantillonnage, elle est aussi signalée par les auteurs qui ont travaillé avec de larges moyennes. Elle est à mettre en rapport avec la réduction de la taille du feuillage en fin de végétation. Comme nous l'avons dit plus haut, cette allure descendante de la courbe provient du remplacement du bouquet foliaire formé par la Betterave pendant le début et au cours de sa végétation par un autre plus réduit à la fin de l'été ; bien que le nombre des feuilles actives reste à peu près constant. Une étude très attentive de cette question sera exposée plus loin. Les feuilles y ont été numérotées et décrites une à une.

Diamètre de la racine.

Nous avons pris le diamètre de la racine à l'endroit où il est le plus large dans chaque individu. Cet endroit correspond à la région d'union de la racine et de l'hypocotyle, région qui se trouve immédiatement en dessous de la tige portant les feuilles et que l'on appelle généralement collet. Dans les premiers jours de germination, la racine s'allonge énormément et se couvre de radicelles, mais elle reste très mince. Cependant, bientôt apparaîtra la déchirure des tissus de l'hypocotyle ainsi que les phénomènes de décortication que nous avons signalés et que nous décrivons dans un paragraphe spécial.

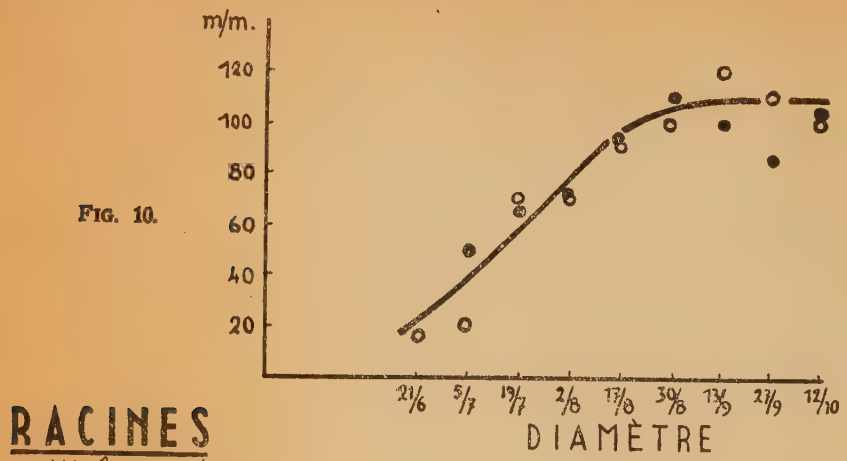
La racine ne commence à s'épaissir notablement qu'à partir de fin juin-début juillet. Cet épaississement se manifeste surtout au niveau de son union avec l'hypocotyle. Celui-ci d'ailleurs s'élargit parallèlement.

La courbe fig. 10 montre l'allure de l'évolution du diamètre. Comme on le voit, celui-ci est encore très mince fin juin, mais subit à partir de cette époque un brusque et rapide élargissement jusqu'à fin août. A ce moment, il semble présenter une stabilisation pendant les deux derniers mois de végétation, avec cependant une variabilité plus grande entre les divers individus. Cette variabilité est à peu près nulle dans les premières périodes de la vie de la betterave.

Les courbes des deux variétés ont des allures approximativement parallèles. Dans la zone du plateau, les points un peu divergents proviennent probablement de notre échantillonnage, à moins que la variété à grand

bouquet n'ait été plus sensible que l'autre à certaines conditions du mois de septembre. En octobre, les deux variétés ont des racines de même diamètre.

FIG. 10.



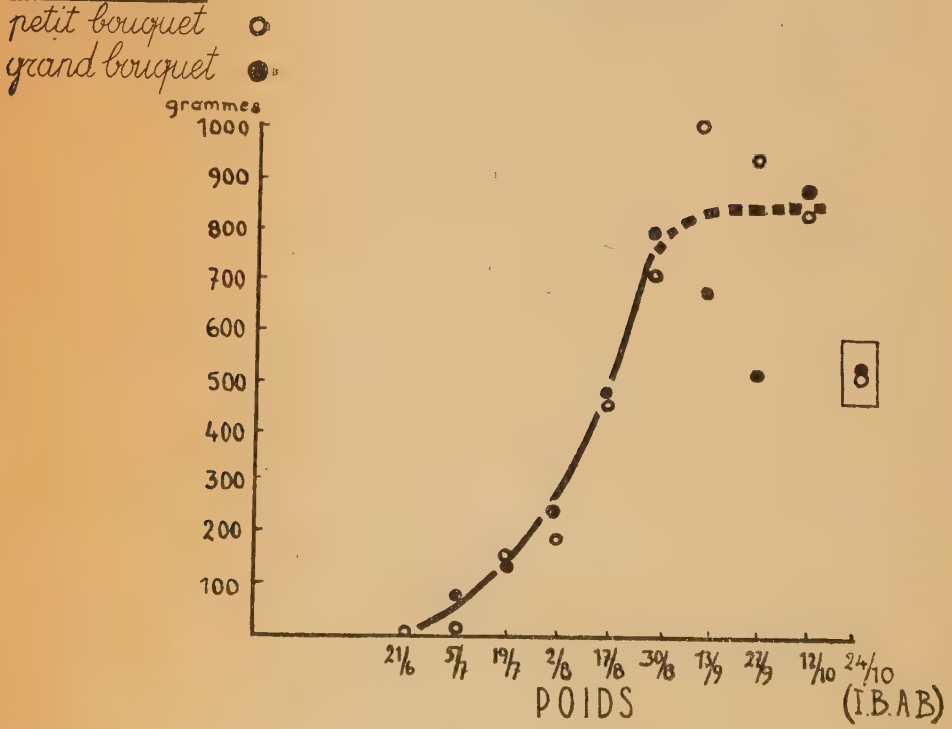


FIG. 11.

Le pointillé qui termine la courbe Fig. 11 signifie qu'à cet endroit, elle est interprétative.

Poids de la racine.

Le diagramme (fig. 11) et le tableau II expriment nos résultats en poids frais. Nous constatons que le poids frais augmente très légèrement jus-

qu'au début de juillet. Dès ce moment, il s'élève d'une façon extrêmement rapide et régulière dans les 2 variétés, du 5 juillet environ jusqu'au début de septembre.

Les courbes changent de direction à cette époque. On constate des fluctuations de poids, qui, parallèles à celles du diamètre, laissent néanmoins apparaître un plateau moyen correspondant au ralentissement général du développement observé dans les cultures.

Si les individus uniques choisis à chaque période dans les champs comme représentatifs de l'état moyen des betteraves, montrent des courbes ascendantes du poids frais particulièrement régulières dans les deux variétés au cours de la période de croissance rapide, il n'en est plus de même dans la dernière période où les fluctuations individuelles se marquent davantage.

Ces phénomènes sont effacés le plus souvent par les moyennes publiées par les auteurs, bien que dans le diagramme (fig. 41) établi d'après les données de O. SPENGLER et R. WEIDENHAGEN (1926) (l. c.), de telles oscillations dans les courbes soient bien visibles. Nous avons tenu à placer dans le diagramme (fig. 11) et dans le Tableau II le poids frais moyen, obtenu par l'analyse en fin de végétation de toutes les Betteraves de chacune des 2 parcelles le 24 octobre à l'I. B. A. B. ; il se trouve sensiblement plus bas que nos dernières observations.

Cette moyenne qui est la seule importante au point de vue industriel, ne nous intéresse cependant pas autant au point de vue biologique, car nous n'avons volontairement examiné que des betteraves vigoureuses et saines.

FIG. 12. — Hypocotyle d'une Betterave ayant un peu plus de 6 feuilles. Cet organe est déchiré par l'élargissement de la racine. Un commencement de décortication se produit à la fois sur l'hypocotyle et la racine. On constate une atteinte du « Pied noir ».

Déchirure de l'hypocotyle et décortication.

Nous avons déjà signalé que le début de l'élargissement de la racine à son union avec l'hypocotyle, provoque une déchirure considérable des tissus de celui-ci. De plus, au moment où la betterave a 5 ou 7 feuilles, cette déchirure de l'hypocotyle s'accompagne de phénomènes de décortication s'étendant sur toute la longueur de cet organe et intéressant aussi la racine elle-même. Nous avons constaté que c'est à ce moment extrêmement critique dans l'évolution biologique de la betterave, que les atteintes du « Pied noir » dont souffrent les jeunes plantes dès le début, sont les plus graves. La figure 12 montre une jeune betterave dont la base de l'hypocotyle est déchirée à la sortie de la racine et subit le début de la décortication. La blessure porte des tâches nécrosées résultant d'une attaque parasitaire.

Nous ne saurions assez insister sur l'importance du phénomène de la décortication qui représente, en quelque sorte, pour la betterave une crise inévitable, particulièrement sévère par suite de l'intensité de la tubérisation. Il en résulte qu'elle devient à ce moment très sensible, non seulement aux parasites, mais aussi aux conditions extérieures défavorables.

Les bourgeons axillaires.

Comme nous l'avons vu, le diamètre de la racine subit au début de juillet un brusque et rapide élargissement qui se prolonge jusqu'à la fin du mois d'août. En coïncidence avec la manifestation de ce phénomène, nous avons observé sur la tige un développement assez abondant de bourgeons axillaires restés jusqu'alors à l'état latent.

Pendant le mois de juillet un nombre de plus en plus considérable de plantes a été l'objet de ce bourgeonnement qui atteint en fin de végétation plus de 60 % des individus.

Les bourgeons se développent généralement à l'aisselle des feuilles externes. Ils se présentent sur des plantes de toute taille et de toute forme, indépendamment du nombre de feuilles existantes. La nature du sol n'a aucune importance, de même que la position du collet par rapport à la surface, qu'il émerge ou non. Les conditions extérieures ne semblent pas avoir joué de rôle. Toutes les betteraves qui présentent ce bourgeonnement révèlent une lésion du méristème terminal de la tige. Cette lésion peut être provoquée par une attaque parasitaire du méristème lui-même ; mais, *le plus souvent*, il s'agit d'une sorte de déchirure du sommet de la tige résultant de deux actions simultanées : d'une part, l'élargissement considérable du collet, d'autre part, l'apparition normale de la cavité médullaire au sommet de l'hypocotyle ou à la base de la tige ; le méristème est ainsi

placé comme un plafond au-dessus d'une cavité. La rapidité de l'élargissement de la masse peut provoquer facilement la déchirure du plafond (fig. 13-14).

C'est la lésion du méristème qui déclanche, par un phénomène de corrélation, le réveil d'un certain nombre de bourgeons axillaires. Quand le méristème terminal n'est pas trop endommagé, il se produit une prolifération de 2, 3 ou 4 nouveaux méristèmes principaux, qui reconstituent 2, 3 ou 4 bourgeons terminaux parallèles, de telle sorte qu'il n'est pas rare, en fin de végétation, de voir deux ou plusieurs hampes florales sur la même betterave.

Dans tous les cas, les bourgeons axillaires ne se développent pas si le méristème reste intact. Nous avons confirmé cette hypothèse en enlevant le méristème principal à quelques betteraves dont les bourgeons étaient restés latents ; peu de jours après les bourgeons axillaires de ces plantes blessées se développent rapidement tandis qu'aucun bourgeon n'apparaît sur les betteraves saines (voir fig. 15). Le développement de ces bourgeons peut donc ajouter au bouquet foliaire un nombre parfois considérable de feuilles supplémentaires. Néanmoins nous n'avons jamais compté les feuilles de bourgeons dans la numération des feuilles de la betterave.

La question se pose de savoir si cette augmentation accidentelle de l'appareil foliaire a une répercussion sur le comportement général de la betterave et sa richesse saccharine.

*
* *

Nos observations sur la croissance des betteraves pendant toute la période végétative de 1938 nous montrent en résumé : (fig. 16-17) :

1°) une augmentation progressive du nombre de feuilles jusqu'à un plateau de environ 40 feuilles actives. Les premières feuilles disparues peu à peu sont remplacées par des feuilles nouvelles, d'où il résulte que la betterave en fin de végétation porte un bouquet foliaire différent du premier.

2°) la hauteur et le poids du bouquet foliaire esquissent grosso modo, une courbe en S des phénomènes de croissance, avec cependant pour finir une réduction dans la hauteur et le poids, signalée déjà par les auteurs et expliquée par le 1°.

3°) le diamètre et le poids des racines évoluent selon des courbes en S aboutissant à un plateau, avec fluctuations individuelles à partir du milieu de septembre environ.

Ce plateau n'apparait pas dans tous les diagrammes publiés par beaucoup d'auteurs. Nous discuterons ce point au chapitre VI.

4°) La déchirure de l'hypocotyle et les phénomènes de décortication correspondent à une crise normale dans la croissance ; ils affaiblissent la plante pendant un certain temps ; nous reviendrons plus loin sur l'importance de cette crise particulièrement dangereuse chez les plantes à rapide tubérisation comme la betterave.

5°) les bourgeons axillaires des feuilles extérieures se réveillent chaque fois que le méristème principal est lésé. Une lésion caractéristique et fréquente est produite par l'élargissement extrême du collet avec déchirure des tissus du sommet de la tige. Ces bourgeons peuvent multiplier considérablement le nombre des feuilles du bouquet foliaire.

B. — **Evolution anatomique en rapport avec la croissance.**

Ces observations ont été faites parallèlement sur plantes de champ d'essais et de cultures expérimentales.

Nous avons été amenés à discerner une relation étroite entre l'anatomie du pivot (racine + hypocotyle + tige) et la morphologie externe, c'est-à-dire entre l'apparition des structures vasculaires successives de la racine (primaire, secondaire, tertiaire) et la croissance de la plante entière.

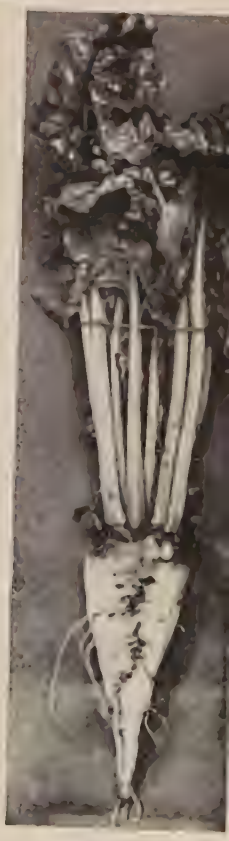
Au début de la germination (voir fig. 2) nous trouvons toujours une structure vasculaire primaire ; avec protoxylème (2 pôles) et protophloème alternant, aussi bien dans la racine que dans l'hypocotyle (fig. 18).

Dès que les cotylédons ont terminé leur expansion, les deux premières feuilles apparaissent (voir fig. 3). Au pointement des deux premières feuilles, coïncide l'apparition du cambium dans la racine et l'hypocotyle (fig. 19). Le cambium donne ensuite naissance aux éléments vasculaires secondaires, à la face interne du protophloème. Il s'étend latéralement.

A ce moment aussi, le pivot de la betterave (racine et hypocotyle) est bien ramifié par suite de la formation de nombreuses radicelles latérales, issues du péricycle en face des pointements de protoxylème.

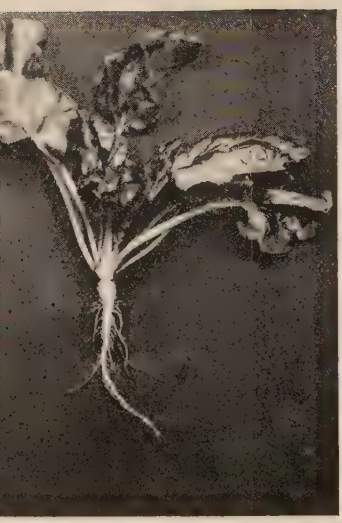
Des coupes transversales, pratiquées progressivement à mesure que grandissent les plantules, nous montrent que le cambium est seul responsable de l'élargissement du pivot jusqu'à ce que les plantules aient atteint un bouquet foliaire de 6 feuilles environ (fig. 4).

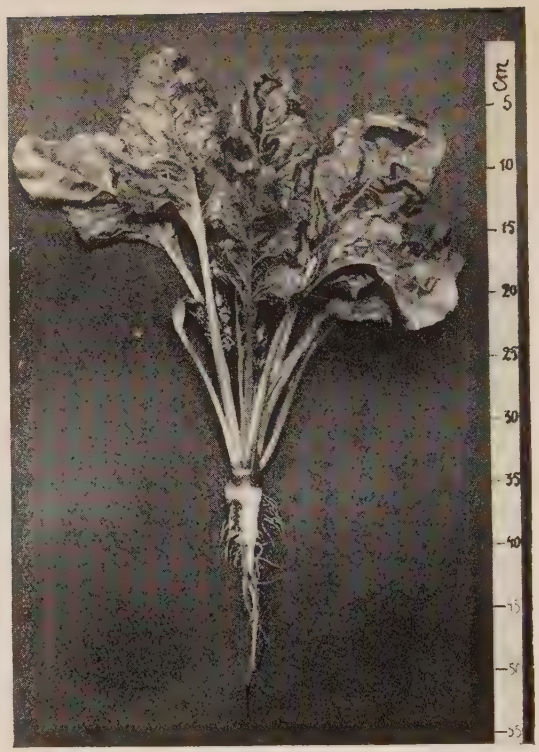
C'est alors que commencent à se montrer les formations tertiaires (fig. 20). Ces tissus proviennent de l'activité de cambiums surnuméraires nouveaux, issus soit du péricycle (partie supérieure de l'hypocotyle) soit du parenchyme du phloème (racine et partie inférieure de l'hypocotyle) comme l'ont démontré divers auteurs.



(Photo : R. Sauveur).

FIG. 17. — Photos représentant 3 aspects successifs de la variété Klein Wanzleben (champ d'essais à Gossoncourt) : 1) 9 juillet : 18 à 20 feuilles ; 2) 3 août :




5 Cm
10
15
20
25
30
35
40
45
50
55

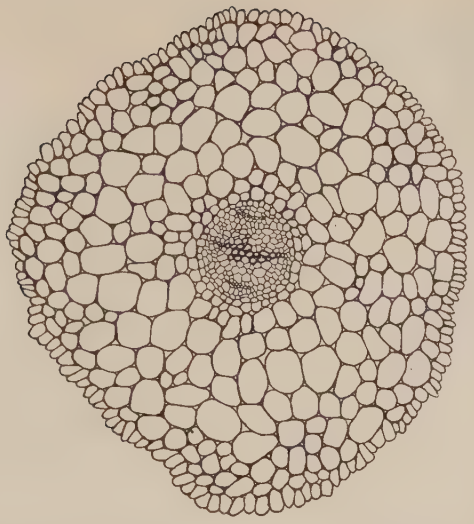


FIG. 18. — Variété Hilleshög. Coupe transversale dans le haut de l'hypocotyle. Structure primaire visible au moment de l'étalement des 2 cotylédons (voir fig. 2).

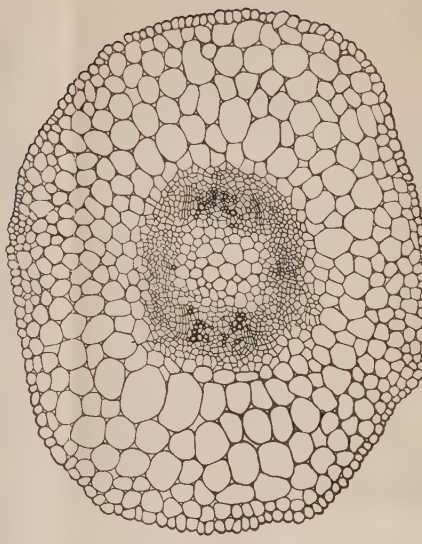


FIG. 19. — Variété Hilleshög. Coupe tra
versale dans le haut de l'hypocotyle. Dé
de la structure secondaire au moment
se montrent et vont grandir les 2 premiè
feuilles (dans la fig. 3, les 2 premiè
feuilles se sont déjà légèrement
développées .

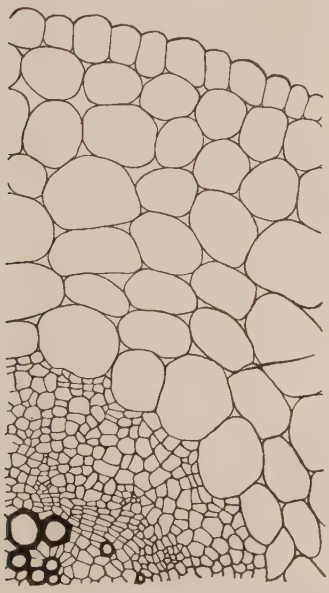


FIG. 20. — Variété Hilleshög, plantule de 6 feuilles. Coupe transversale montrant un aspect du début de la formation des cambiums surnuméraires à partir du péricycle.

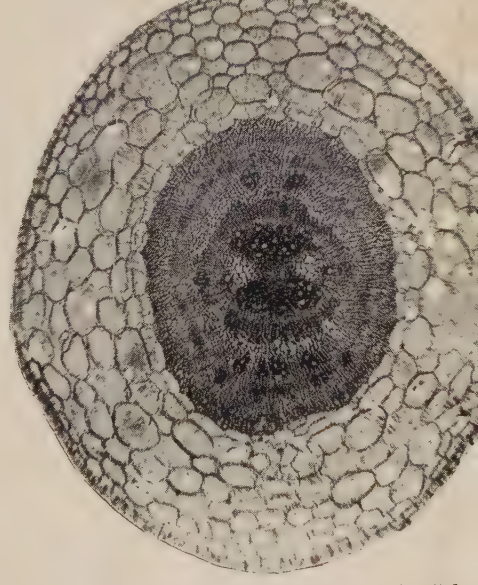


FIG. 21. — Variété Hilleshög. Plantule
9 feuilles. Coupe transversale; les premiè
formations tertiaires apparaissent en
anneaux.

FIG. 22. — Variété Hilleshög. Jeune plante de 16 feuilles. Coupe transversale dans le haut du pivot (hypocotyle).

Ces cambiums se disposent progressivement en anneaux ; ils donneront naissance à des tissus de bois et de liber dont les éléments différencient à certains endroits des tissus vasculaires, à d'autres endroits des tissus ligneux ou libériens parenchymateux dans lequel se fait l'accumulation des réserves sucrées. (fig. 21) Ces derniers tissus sont largement représentés dans les anneaux ; beaucoup plus que les tissus vasculaires eux-mêmes.

L'épaississement est plus rapide dans la racine proprement dite que dans l'hypocotyle. Il provoque à la base de l'hypocotyle de larges déchirures que nous avons signalées. Ensuite la racine et l'hypocotyle subissent les phénomènes classiques de décortication (fig. 12).

Déchirure et décortication s'aperçoivent nettement à l'œil nu et sont le témoignage des actions additionnées à la fois du cambium formateur des tissus secondaires normaux et des anneaux cambiaux surnuméraires.

Quand la betterave porte environ 16 feuilles, elle possède déjà tous ses anneaux cambiaux de croissance diamétrale, du moins ceux qui arrivent à se différencier et à s'épaissir. Mais ces derniers n'ont généralement pas encore pris une épaisseur considérable.

Le nombre d'anneaux, au total, est fort variable selon les variétés et même selon les individus. La coupe dans la betterave de 16 feuilles provenant de culture expérimentale (fig. 22) montre une zone centrale de tissus vasculaires primaires et secondaires en étoile et des cercles concentriques de tissus vasculaires tertiaires, dont 5 sont entrés en activité comme c'est généralement le cas. Le tissu parenchymateux cortical à méats, a disparu. Le nouveau périderme provient du péricycle.

C'est donc dans les plantes munies de 16 feuilles que les formations tertiaires issues des cambiums surnuméraires actifs commencent à manifester un développement considérable. C'est tout spécialement, parmi les nouveaux tissus, la catégorie des tissus parenchymateux où le sucre s'accumule qui prend de l'extension.

Puis de nouvelles feuilles se forment sur la tige. Nous savons par ETHEL ROWE (1936) (l. c.) qu'il y a connections vasculaires entre les feuilles les plus récentes et les anneaux tertiaires périphériques. Nous soulignons le fait qu'il existe dans le pivot des cercles de cambium non différenciés en relation avec les feuilles non encore développées.

Une dernière question se pose au point de vue anatomique : Existe-t-il une relation évidente entre le nombre de cercles de la betterave et le pourcentage en sucre ?

Les résultats obtenus par divers auteurs sont contradictoires. Un important travail paru sur cette question est dû à ARTSCHWAGER (1930) (1). Cet auteur examine trente variétés de betteraves et effectue des coupes dans 1700 individus. Il conclut en ces termes : « The number of mature rings is about one half of the total number produced. The latter is con-

(1) ARTSCHWAGER E. — (Journ. Agr. Res. — 40 ; mai 1930).

sistently and conspiciously high in some selection and relatively low in others, but, in most of the selections examined, marked differences were not found... The ring density coefficient can be considered an index to percentage of sucrose ».

SEELIGER (1921) (l. c.) avait précédemment défini la densité des anneaux comme le quotient obtenu en divisant le nombre total des anneaux par le rayon de la betterave exprimé en cm.

Dans un autre ordre d'idées, OKANENKO (1937) (l. c.) a réalisé sur racines de betteraves sucrières des greffes de feuilles provenant de betteraves fourragères. Il a constaté ce fait, très intéressant que la quantité de sucre est fonction de la racine et non des feuilles, c'est-à-dire que la racine de la betterave sucrière contient à peu près autant de sucre avec ses propres feuilles qu'avec les feuilles greffées de la betterave fourragère et inversement.

C. — **Evolution chimique de la Betterave.**

Nos analyses ont porté sur les betteraves dont nous venons de décrire la croissance générale et les caractéristiques anatomiques au cours des années 1938 et 1939.

Nous exposerons séparément les résultats des analyses des feuilles et des analyses des racines.

I. — *Après le 1er Juin 1938.*

a) **Analyse des racines.** (Tableau III).

La teneur en matière sèche (fig. 23) augmente lentement. *La teneur en eau* des racines varie inversement. Un plateau s'établit en fin de végétation. Remarquons l'irrégularité que présentent les courbes des deux variétés les 2 et 17 août. Ces fluctuations doivent être mises en rapport avec les perturbations atmosphériques ; en effet, le diagramme des pluviosités (fig. 1) marque au 2 août une période extrêmement sèche et le 17 août des précipitations de pluie exceptionnellement fortes.

La teneur en sucres réducteurs des racines est extrêmement faible et ne dépasse pas 0,2 % du poids frais. Elle ne se modifie guère au cours de la croissance.

Nous avons exprimé la teneur en *sucres totaux* solubles en fonction du poids frais, (fig. 24) et en fonction du poids sec (fig. 25).

L'augmentation des sucres totaux solubles — saccharose d'après de nombreux auteurs, H. COLIN (1917) (l. c.) — est progressive jusqu'à la mi-septembre ; elle diminue très légèrement ensuite.

La courbe en fonction du poids frais subit le 17 août une dépression sensible. Cette dépression correspond à la période humide que reflète la courbe pluviométrique. Le graphique des sucres totaux en fonction du poids sec fait disparaître ces influences climatiques et montre bien que la dépression du 17 août est due à une prise d'eau. Remarquons que cette prise d'eau est particulièrement accentuée par suite de la sécheresse qui a précédé : DECOUX, VANDERWAEREN et ROLAND (1934-1939) (1) ont observé le même fléchissement des sucres calculés par rapport au poids frais dans leurs observations générales faites à la même date. VAN GINNEKEN et ses collaborateurs (1931-32-33) (l. c.) signalent d'ailleurs que tout changement important de l'humidité se marque sur la régularité des courbes en général. Cependant nous faisons remarquer que cette influence de l'humidité ne se marque que pour les courbes établies *par rapport au poids frais.*

Nous considérons que la courbe des sucres par rapport au poids sec est particulièrement intéressante : elle n'enregistre pas les fluctuations de la teneur en eau dues aux variations de la pluviosité ; elle montre que les deux variétés évoluent parallèlement ; elle ne présente que des fluctuations minimes (fig. 25) ; cela prouve que notre échantillonage a été objectivement fait et que l'analyse d'une betterave faite dans ces conditions, aux divers stades de la période végétative, donne une courbe qui exprime un phénomène biologique normal.

La teneur en azote (fig. 26) diminue assez brusquement jusqu'au début de juillet puis très lentement jusqu'à la récolte. A ce moment, la racine en contient environ 1 %. Il résulte d'une analyse faite au début de juillet que les radicelles sont sensiblement plus riches en azote (environ 30 %) que la racine principale, ce qui est évident puisque les radicelles ne subissent pas de tubérisation.

L'*azote protéinique* représente environ 40 % de l'azote total ; il suit une courbe parallèle et extrêmement régulière qui ne semble être influencée par aucun facteur accidentel ou climatique.

Les *cendres des racines* (fig. 27) présentent, au départ, des teneurs, en % de matière sèche, différentes dans les 2 variétés ; la variété à grand bouquet foliaire en possède beaucoup plus (14.55 %) que la variété à petit

(1) DECOUX, VANDERWAEREN & ROLAND. — La végétation de la Betterave en Belgique, au cours de l'année. (Inst. Belge Amélior. Bett. — 4 ; 1934 — 3 ; 1935 — 3 ; 1936 — 3 ; 1937 — 4 ; 1938 — 4 ; 1939).

TABLEAU III.

Analyses chimiques des RACINES des variétés — Klein Wanzleben N. et Hilleshög — Gossoncourt, 1938.

Dans chaque cas, un individu est analysé, dont la forme, la taille et l'âge, représentent la moyenne de 200 betteraves soigneusement examinées.

Variété à Grand Bouquet Foliaire.

	21 Juin	5 Juillet	19 Juill.	2 Août	17 Août	30 Août	13 Sept.	27 Sept.	12 Oct.	24 Oct.
										*
Humidité		84,8	83,5	76,2	81,8	80,3	80,5	75,3	75,2	
Mat. sèche		15,2	16,5	23,8	18,2	19,7	19,5	24,7	24,8	
Sucres totaux.		7,04	7,91	14,5	11,4	13,45	14.6	18,8	16,5	15,8
Sucres Réd.		< 0,07	< 0,01	—	—	0,12	—	—	—	
Sucres totaux.		46,31	47,94	60,62	62,63	68,27	74,87	76.16	72,05	
Non sucre		53,69	52,06	39,38	37,37	31,73	25,13	23,84	27,95	
Azote total		1,81	1,48	1,39	1,29	1,11	0,86	1,28	0,95	
Azote protéinique		0,92	0,65	0,60	0.53	0,48	0,38	0,38	0,40	
Cendres		14,55	6,70	4,33	5,38	3,96	3,83	3,47	2,52	
Alcal. d. cend.		53,6	40,2	51,3	35,9	27,7	28,2	21,4	11,2	

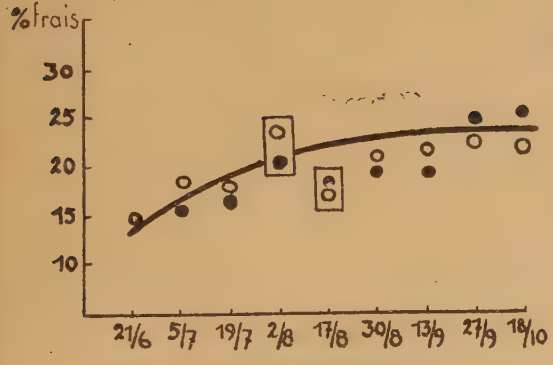
Variété à Petit Bouquet Foliaire.

Humidité	85,2	81,8	82,4	76,7	83,4	79,3	78,5	77,6	78,2	
Mat. sèche	14,8	18,2	17,6	23,3	16,6	20,7	21,5	22,4	21,8	
Sucres totaux.	4,08	8,72	10,07	13,5	11	14,46	16	16,6	15,8	16,35
Sucres Réd.	< 0,2	< 0,07	< 0,01	—	0,12	—	—	—	—	
Sucres totaux.	28,2	47,91	56,57	57,93	66,26	69,85	74,41	74,11	72,14	
Non sucre	71,8	52,03	43,43	42.07	33,74	30,15	25,59	25,89	27,86	
Azote total	2,5	1,41	1,27	1,63	1,33	1,10	1,26	1,22	1,34	
Azote protéinique	1,99	0,77	0,76	0,61	0,56	0,46	0,44	0,34	0,38	
Cendres		6,57	5,09	5,11	5,1	3,36	3,68	3,31	4	
Alcal. d. cend.		50,8	33,4	30,6	22,6	22,8	22,2	22,8	27,2	

(*) Moyennes obtenues par l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave,

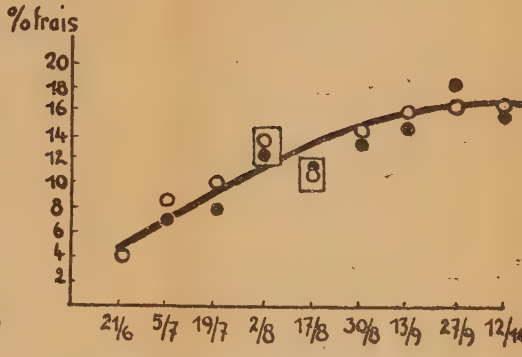
RACINES

Grand Bouquet ●
Petit Bouquet ○



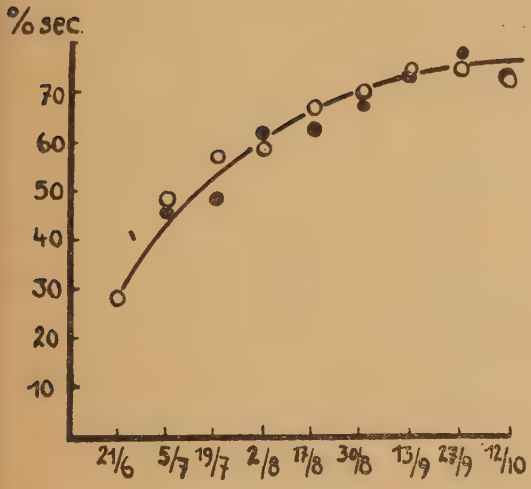
MAT. SÈCHES

FIG. 23.



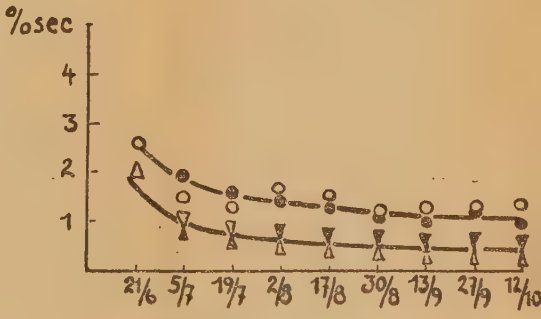
SUCRES TOTAUX SOLUBLES

FIG. 24.



SUCRES TOTAUX SOL.

FIG. 25.



AZOTE TOTAL
PROTÉINES Gr. B. ▲
Pet. B. △

FIG. 26.

Les résultats encadrés correspondent à des périodes de perturbations climatiques repérées.

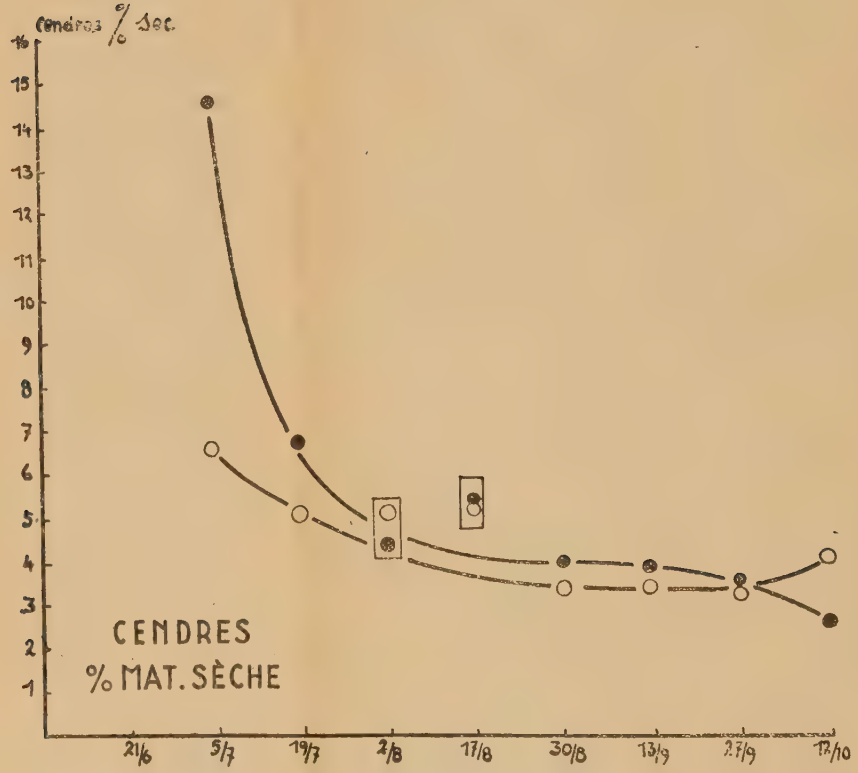


FIG. 27. — Les cendres des racines exprimées en pour cent de la matière sèche. Les points représentent la variété à grand bouquet, les cercles celle à petit bouquet. Les résultats encadrés correspondent à des périodes de perturbations climatiques repérées.

bouquet (6,57 %). C'est la première fois que nous rencontrons une réelle différence entre les deux variétés. *

Cependant cette différence disparait au bout de peu de temps car dans la variété à grand bouquet foliaire, la teneur en cendres diminue d'une manière extrêmement rapide au début de juillet. A partir d'août les 2 variétés ont des courbes sensiblement parallèles. Il semble bien que la teneur en cendres s'abaisse peu à peu jusqu'à la récolte, toutefois à ce moment, le 12 octobre, une légère remontée se marque dans la variété à petit bouquet, en fin de végétation, qui alors en contient plus que l'autre variété.

b) **Analyse des feuilles.** (Tableau IV).

Nous avons fait l'analyse de 15 en 15 jours d'un certain nombre de feuilles prélevées selon la technique exposée p. 100. L'heure du prélèvement fut comme nous l'avons dit, scrupuleusement la même : 7 heures du matin.

Les 3 premières séries d'analyses portent sur limbes et pétioles non séparés. Ces résultats ne sont donc pas comparables à ceux obtenus à partir du 5 juillet sur les limbes d'une part et les pétioles munis de la nervure principale de l'autre.

Le choix des feuilles dans le bouquet foliaire a retenu une attention très spéciale. Nous nous sommes astreints comme il a été dit, à ne prendre que des feuilles adultes, c'est-à-dire celles ayant atteint leur taille et leur forme définitives. Au début de la saison végétative nous avons pris des feuilles appartenant à la catégorie A (voir Chap. IV, Etude des feuilles).

Plus tard, les feuilles adultes ont appartenu toutes à la catégorie B.

La matière sèche diminue pendant la période active de la croissance de la betterave et augmente nettement, tant dans les limbes que dans les pétioles en fin de végétation. Elle passe par un minimum vers la fin d'août. Comme on sait, la matière sèche des pétioles est sensiblement plus basse que celle des limbes.

Les sucres. Dans les limbes quand on examine l'évolution des teneurs en sucres solubles, totaux et réducteurs, on est frappé du parallélisme des résultats et du fait que, à chaque époque, la majeure partie des sucres s'y trouve sous forme de sucres réducteurs.

Les pétioles sont comparativement plus riches que les limbes, mais l'évolution des teneurs en sucres solubles, totaux et réducteurs est très fluctuante. Tout comme dans les limbes, il y a prédominance de sucres réducteurs.

Contrairement aux résultats d'analyse des sucres dans les racines, nous

(*) Dans un travail tout récent, L. DECOUX, J. VANDERWAEREN et M. SIMON. — L'Influence variétale sur la maturation de Betterave sucrière (I. B. A. B., 4 : 1939) ont également constaté des différences. En fin de végétation, nos résultats correspondent à ceux de ces auteurs : la variété à petit bouquet foliaire est plus riche en cendres que celle à grand bouquet. Dans le courant de la végétation, par contre nous avons constaté l'inverse.

TABLEAU IV.

Analyses chimiques des FEUILLES ADULTES de Betteraves des variétés Klein Wanzleben N. et Hilleshög — Gossoncourt, 1938.

Dans chaque cas, un individu est analysé, dont la forme, la taille et l'âge représentent la moyenne de 200 betteraves soigneusement examinées.

L. : Limbe ; P. : Pétiole.

Variété à Grand Bouquet Foliaire.

		5 Juillet	19 Juillet	2 Août		17 Août		30 Août		13 Sept.		25 Sept.		12 Oct.	
		L + P	L + P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P
% Matière fraîche	Humidité . . .	90.7	91.1	82.14	87.5	87.2	88.7	86.9	90.91	86.1	90	83.9	88.1	84.2	87.3
	Matière sèche . .	9.3	8.9	17.86	12.5	12.8	11.3	13.1	9.9	13.9	10	16.1	11.9	15.8	12.7
	Sucres totaux . .	1.15	1.47	0.72	—	1.13	2.83	1.76	4.85	0.32	3.61	1.82	6.95	2.09	4.13
	Sucres réduct. .	0.73	0.95	0.66	2.59	1.09	2.56	1.34	3.86	0.27	2.77	1.67	6.26	2.02	3.77
% Matière sèche	Sucres totaux . .	12.36	16.51	4.03	—	8.82	25.04	13.43	48.98	2.3	36.1	11.3	58.40	13.16	32.51
	Non sucre . .	87.64	83.49	95.97	—	91.18	74.96	86.57	51.02	97.7	63.9	88.7	41.6	86.84	67.49
	Azote total . . .	4.4	3.71	5.68	1.7	5.93	1.58	4.3	1.43	5.13	1.47	4.19	1.77	4.15	1.81
	Azote protéinique.	3.84	3.70	4.87	—	4.85	—	3.63		4.68		3.38		3.82	
	Cendres	23.15	17.63	11.77	11.34	17.45	12.58	20.19	16.93	16.63	16.01	18.56	11.19	14.87	9.80
	Alcal. d. cendres.	46.5	—	64,6	27.6	83.8	43.4	100.8	45.2	119	69.4	90.1	46	90	31.4

Variété à Petit Bouquet Foliaire.

		21 Juin	5 Juillet	19 Juillet	2 Août		17 Août		30 Août		13 Septbre		27 Septbre		12 Octobre	
		L + P	L + P	L + P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P
% Matière fraîche	Humidité	90.93	89.8	91.1	83.96	88.95	83.3	91.7	87.6	91.4	85.3	90	85.9	91.1	79.1	89
	Matière sèche .	9.07	10.2	8.9	16.04	11.05	16.7	8.3	12.4	8.6	14,7	10	14.1	8.9	20.9	11
	Sucres totaux . .	0.72	0·81	2.16	1.04	2.96	1.28	3.1	2.45	3.53	0.45	3.19	2.22	3.36	2.24	4.26
	Sucres réduct.	0·48	0.53	1.39	0.98	1.42	1.2	2.86	2.18	3.44	0.38	2.77	1.86	3.21	2.03	4.24
% Matière sèche	Sucres totaux . .	5.2	7.92	24.26	6.48	26.78	7.66	37.34	19.75	41.09	3.06	31.9	15.75	37.7	10,71	38.72
	Non sucre . . .	94.8	92.08	75.74	93.52	73.22	92.34	62.66	80.25	58.91	96.94	68.1	84.25	62,3	89.29	61.28
	Azote total . . .	4.96	4.57	4.08	5.6	2,19	5.74	1.76	4.51	1.47	5.63	1.83	4.73	2.37	4.18	1.52
	Azote protéinique.	3.47	3.06	3.85	4.29	—	4.61	—	3.47	—	4.71	—	3.16	—	2.95	—
	Cendres	21.91	20.98	18.37	14.54	11.32	17.87	19.97	21.10	23.21	15,9	17.8	20	6.33	17.55	14.84
	Alcal. d. cendres.	126,8	94.1	94,8	111	53.8	63.5	67.2	61	25.3	76.8	64.9	154.7	129	83	8.1

constatons ici une grande irrégularité dans cette évolution. Ceci est très normal car les phénomènes de photosynthèse des glucides dans les feuilles sont à chaque instant du jour sujets aux fluctuations du milieu et dépendent de l'état physiologique des feuilles, organes particulièrement sensibles et vulnérables.

Cependant comme tous nos échantillons ont été prélevés le matin à 7 heures, ce que nous observons est la résultante de l'évacuation nocturne vers les racines et de l'intensité de la photosynthèse pendant le jour qui précède.

Il est intéressant de signaler grosso-modo que la teneur en sucres totaux solubles ou en sucres réducteurs augmente d'une manière générale. On observe une chute brusque à la date du 13 septembre. (Il régnait à ce moment une grande sécheresse). Nous discuterons plus loin l'interprétation à donner à ces fluctuations de la teneur en sucre.

En exprimant ces valeurs en fonction du poids sec on obtiendrait des courbes présentant une très grande ressemblance avec celle des sucres par rapport au poids frais (dépression du 13 août — sommets du 30 août et du 27 septembre).

L'azote. L'évolution de la teneur en azote des limbes et des pétioles a été calculée par rapport au poids sec. Elle est fluctuante dans les limbes. Les 2 variétés de betteraves y présentent à cet égard, des analogies très remarquables. Attirons l'attention sur le parallélisme de ces fluctuations avec celles des non-sucres. On voit que la quantité d'azote augmente avec le non-sucre, lorsque la teneur en sucre diminue.

70 à 80 % de l'azote total des limbes est protéinique. Quant aux pétioles, ils contiennent moins d'azote que les limbes et les variations sont nettement moins prononcées.

Les cendres des feuilles évoluent au cours de la végétation d'une manière très fluctuante, mais sensiblement parallèle dans les limbes des 2 variétés. Constatons que les points bas des 2 août et 13 septembre correspondent à des périodes de sécheresse, comme nous l'avons dit plus haut.

Quant aux pétioles, l'amplitude des variations est particulièrement importante dans la variété à petit bouquet.

Donc, d'une manière générale, ces analyses des feuilles présentent des fluctuations très marquées. Nous y reviendrons dans le prochain chapitre, à propos d'une étude plus approfondie du chimisme des feuilles (voir surtout la discussion qui suit).

II. — *Avant le 1er juin 1939.*

Analyse des feuilles et des racines.

Il est évident que, malgré les précautions prises en 1939 le raccord entre ces deux parties de notre travail devra être confirmé par une série continue d'expériences dont nous donnerons les résultats aussitôt que possible.

Il nous a paru opportun de ne pas procéder à des analyses de 15 en 15 jours comme précédemment, étant donné que les conditions extérieures d'une année ne sont pas comparables à celles de l'année précédente et que les semis ne se font pas nécessairement aux mêmes époques. Dans ces conditions, comme les premiers stades de la germination sont bien connus et que nous les avons d'ailleurs soigneusement repérés nous-mêmes et mis en rapport avec l'évolution anatomique (chap. III, A et B), nous avons cru possible d'analyser seulement les plantules aux divers états morphologiques que voici :

Les graines extraites une à une des glomérules.
Les cotylédons verts et étalés.
Les 2 premières feuilles bien dégagées.
Les 6 premières feuilles visibles.

Ces analyses ont été faites, comme nous l'avons dit au chapitre précédent, sur les betteraves du champ d'essais à Gossoncourt et celles des cultures expérimentales en terre amenée de Hesbaye au Jardin Botanique de Liége.

Elles sont réunies au Tableau V et leurs valeurs sont pointées dans le grand diagramme (fig. 40).

D'une manière générale, les chiffres obtenus en 1939 pour le début de la végétation se raccordent parfaitement avec nos analyses réalisées en 1938 après le 1er juin.

Nous expliquerons l'évolution totale de chacune des substances analysées (sucre — poids sec — azote) dans le chapitre consacré aux âges physiologiques.

L'exposé en sera facilité par le fait que déjà ici cet aspect du problème est esquissé.

CHAPITRE IV.

ETUDE DES FEUILLES.

Nous avons signalé, au cours des analyses pratiquées sur les feuilles, les fluctuations considérables qui se sont manifestées, bien que les feuilles aient été chaque fois recueillies à 7 heures du matin et choisies aussi semblables que possible. Nous nous étions astreints à ne pas prendre les feuilles jeunes du centre ni celles, en train de se faner, de la périphérie du bouquet.

Il nous a paru indispensable d'examiner toutes les feuilles d'une même plante afin de faire la part des influences quotidiennes du milieu extérieur et de celles internes qui doivent résulter de ce que les feuilles successives apparaissant au cours de la période végétative sont formées par une plante en voie de croissance.

Rappelons à ce sujet une notion fondamentale : dans une même espèce et sur la même tige, la forme et la taille des feuilles varient suivant le niveau où elles sont insérées. Cette variation se produit et se maintient dans le cadre du modèle foliaire caractéristique de l'espèce. Elle est due aux modifications successives provenant de l'âge du méristème qui leur a donné naissance.

TABLEAU V.

Analyses chimiques des GRAINES et des PLANTULES des variétés Klein Wanzleben N et Hilleshög aux premiers stades de développement. — Gossoncourt et Liége, Mars-Mai 1939.

(Les résultats ne sont pas exprimés chronologiquement, mais sont rapportés à diverses étapes biologiques caractéristiques).

	Stades	Avant la germination		Les 2 Cotylédons étalés		2 Feuilles visibles		Feuilles	
		GRAINES		COTYLEDONS		FEUILLES			
		Petit Bouquet	Grand Bouquet	Petit Bouquet	Grand Bouquet	Petit Bouquet	Grand Bouquet	Petit Bouquet	Grand bouquet
% Matières fraiches	Humidité	10	10	92,90	92,64	92,9	93,17	91,69	91,17
	Matières sèches . . .	90	90	7,10	7,36	7,1	6,83	8,31	8,83
	Sucres totaux	0,64	0,42			0,13	0,12	0,24	0,36
	Sucres réducteurs . .	0,14	0,07			0,12	0,18	0,17	0,13
% Matières sèches	Sucres totaux	0,7	0,47			1,43	2,57	2,91	4,11
	Non sucre	99,3	99,53			98,57	97,43	97,09	95,89
	Azote total	4,56	3,45	6,14	6,85	6,09	6	5,02	5,02
	Azote protéinique . . .	4,01	2,87			5,45	5,38	3,83	4

	Stades	Avant la germination		Les 2 Cotylédons étalés		2 Feuilles visibles		6 Feuilles	
		RACINES							
		Petit Bouquet	Grand Bouquet	Petit Bouquet	Grand Bouquet	Petit Bouquet	Grand Bouquet	Petit Bouquet	Grand Bouquet
% Matière fraîche	Humidité			94,87	94,60	91,50	92,57	83,51	83,39
	Matière sèche . . .			5,13	5,4	8,5	7,43	16,49	16,61
	Sucres totaux					0,27	0,23	2,61	2,66
	Sucres réducteurs . .					0,15	0,19	0,19	0,14
% Matière sèche	Sucres totaux					1,91	1,77	15,8	15,98
	Non sucre					98,09	98,23	84,2	84,02
	Azote total			4,91	5,7	4,44	3,84	3,13	2,83
	Azote protéinique . .					3,62	3,03	1,57	2,52

Nous avons réalisé cette recherche en septembre 1938 sur les mêmes variétés que précédemment. Les plantes avaient à ce moment, dans le bouquet foliaire, atteint le plateau caractéristique du nombre de feuilles : 40 feuilles environ dans les champs d'essais ; un peu plus (50) dans les cultures du Jardin Botanique de Liége. La cause de ce plateau est due, comme nous l'avons dit précédemment, à l'action simultanée de deux phénomènes inverses : formation de nouvelles feuilles par le méristème central et disparition à la périphérie des feuilles les plus anciennes.

Observations organographiques générales.

Nous avons effectué deux séries d'observations : l'une le 8 septembre, l'autre le 30 septembre.

1re série (8 septembre) : 10 Betteraves de même taille (40 feuilles) variété à petit bouquet foliaire, provenant des champs d'essais, ont été choisies aussi semblables que possible, nous en avons détaché les feuilles à la base des pétioles. Puis pour chaque Betterave, nous avons disposé les feuilles les unes à côté des autres.

Il eût été normal, biologiquement parlant, de numéroter et d'examiner ces feuilles suivant l'ordre dans lequel elles ont été, successivement produites par la plante : les premières formées se trouvant à la périphérie, les plus récentes vers le centre. Mais ce procédé fut impossible à réaliser dans les observations en plein champ, car les Betteraves avaient perdu un certain nombre de feuilles et ce nombre ne pouvait pas être repéré avec facilité ni certitude. De plus, comme toutes les Betteraves du champ d'essais, nos plantes étaient atteintes de jaunisse ; elles devaient avoir perdu plus de feuilles que des plantes saines.

Nous avons donc du faire cette numérotation en sens inverse à partir du centre.

L'examen de ces 10 séries de feuilles nous a montré que, dans chaque plante, les tailles et les formes des feuilles se disposent de manière comparable.

Les feuilles du centre sont en voie de formation et présentent une série régulièrement progressive quant à la taille et au degré de différentiation. Les autres feuilles qui ont atteint leur état normal peuvent se grouper en lots différents qui, chacun, comprennent des feuilles à peu près semblables. Le choix des lots est évidemment un peu arbitraire. Mais nous avons complété et précisé ces observations dans la deuxième série.

Dans ces conditions, nous avons pu représenter toutes les feuilles d'une betterave moyenne, en calculant la longueur moyenne des pétioles et la surface moyenne des limbes de chaque lot. Voir Tableau VI. La figure 28, schématise les moyennes ainsi obtenues et la figure 29 en donne l'évolution d'un lot à l'autre. Les lots I et II ne pourront évidemment pas entrer en ligne de compte car les feuilles en sont minuscules et impossibles à mesurer.

TABLEAU VI.

Observations, Mensurations et Analyses chimiques réalisées sur toutes les Feuilles — Betteraves, variété Hilleshög. — Gossoncourt, 8 septembre 1938.

e Série). (Moyenne de 10 plantes).

Lots de feuilles (voir Fig. 28)	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
aut. totale m/m.	5 à 52	105	141	240	340	410	380	540	510	580
étioles m/m. . .	3	50	61	120	200	210	300	360	330	340
imbes m/m. . .	—	55	80	120	140	200	180	180	180	240
argeur limbes .	2 à 7	15	33	53	73	83	93	103	123	170
urf. foliaire cm²	—	—	21.22	43.34	60.79	90.59	99.67	114.19	159.92	272.25
ombre de feuilles	9	2	2	3	4	4	4	4	4	2
LIMBES										
umidité	83.94	83.6	84.4	84.2	83.4	83.3	83.2	82.7	81.8	82.4
oids sec	16.06	16.4	15.6	15.8	16.6	16.7	16.8	17.3	18.2	17.6
ucres réducteurs	1.37	1.13	1.23	1.88	0.92	1.65	1.68	3.07	2.75	3.25
ucres totaux . .	1.86	1.24	1.59	1.95	0.95	2.00	2.47	3.79	3.19	4.37
. total	4.99	5.94	5.80	5.49	5.60	4.81	4.49	4.89	4.59	3.07
PETIOLES										
umidité		87.6	89.1	87.1	87.6	88.4	88.4	88.5	87.9	88.6
oids sec . . .		12.4	10.9	12.9	12.4	11.6	11.6	11.5	12.1	11.4
ucres réducteurs		2.85	2.98	4.23	3.78	3.52	4.11	3.30	2.95	4.31
ucres totaux . .		3.19	3.39	4.77	3.90	3.98	4.81	3.83	4.11	4.53
N. total		4.96	3.52	3.29	2.94	2.04	2.27	1.97	2.19	2.04

Tous les chiffres (millimètres, grammes ou centimètres carrés) représentent, dans chaque lot, des moyennes prises sur toutes les feuilles de chaque lot.

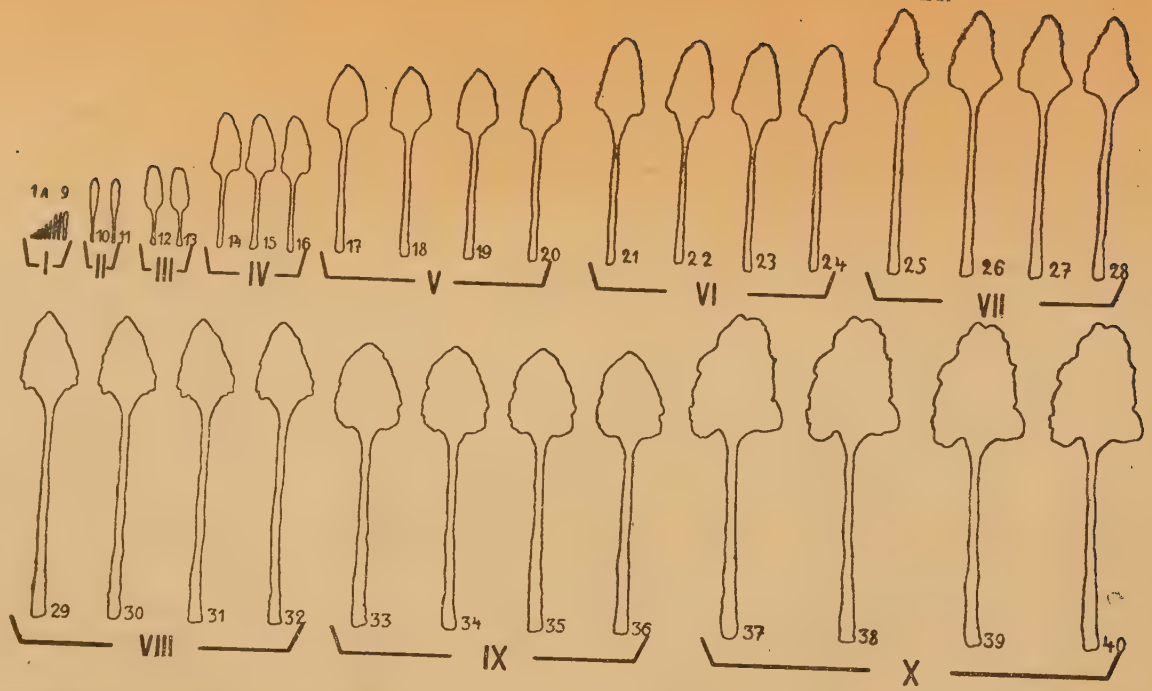


FIG. 28. — Représentation schématique de toutes les feuilles d'une betterave Hilleshög, feuilles qui doivent être considérées comme la moyenne en taille et en surface foliaire des feuilles de 10 betteraves. Ces 10 betteraves avaient été elles-mêmes choisies dans le même champ aussi semblables que possible et pouvaient être considérées comme correspondant à la moyenne de 200 plantes. On voit que les feuilles se répartissent en 10 lots, dans chacun desquels le nombre des feuilles est respecté et les caractéristiques foliaires sont celles de la moyenne de chaque lot (sauf lot 1).

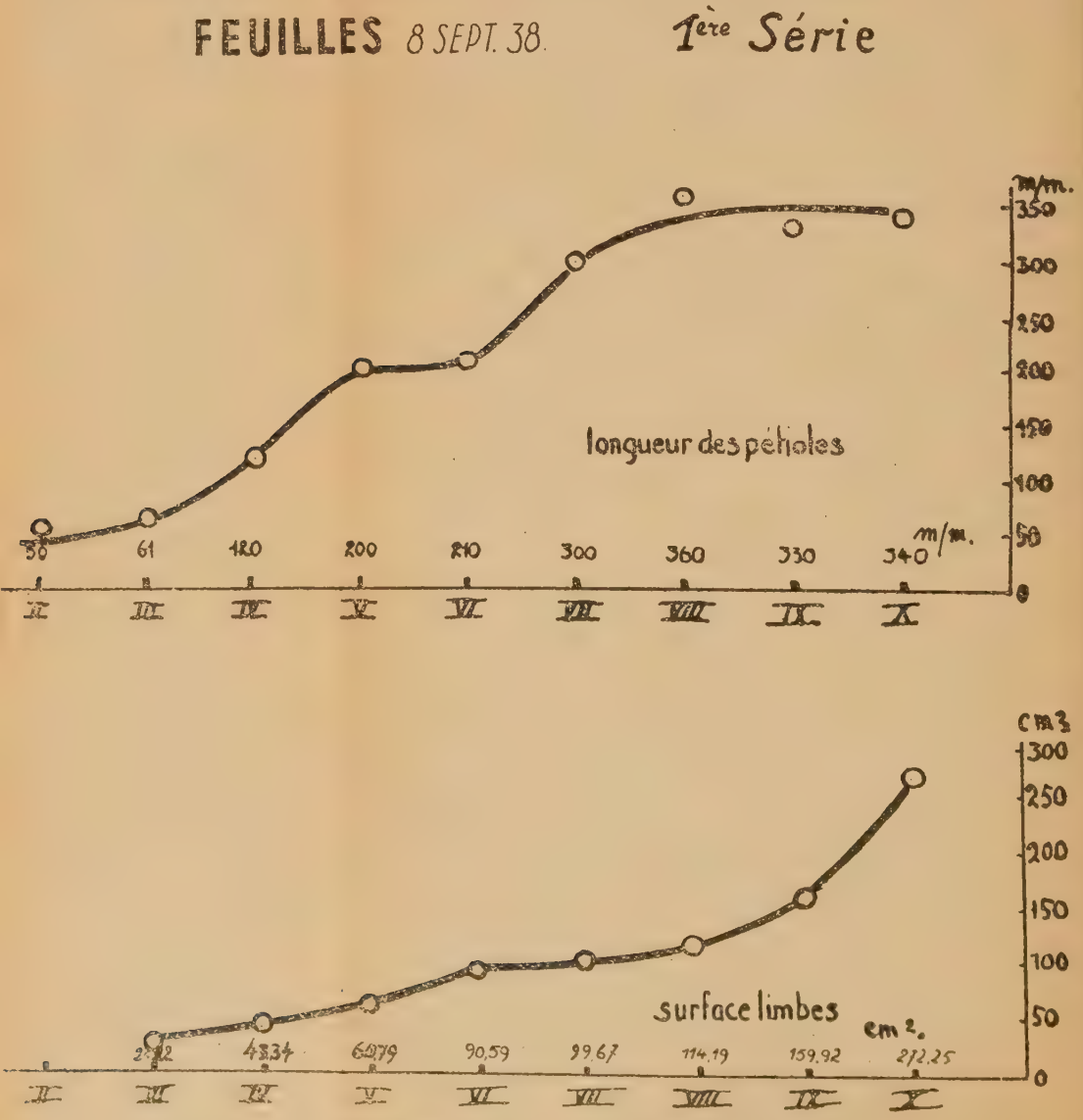
TABLEAU VII.

Observations, Mensurations et Analyses chimiques réalisées sur toutes les Feuilles d'une Betterave, variété Klein Wanzleben N. (2me Série). (Jardin Botanique, Université de Liége, 30 septembre 1938).

Différents lots de feuilles	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Hauteur totale .	2 à 40	55	85	162	247	297	365	374	397	358	348	411	315
Hauteur pétioles .		25	42	90	138	191	210	222	237	210	137	143	124
Hauteur limbes .		30	43	72	109	106	155	152	160	148	211	268	190
Largeur limbes .		20	30	54	82	100	122	122	133	125	130	139	146
Surface limbes .		5	13	35	70	102	129	113	135	131	134	161	174
Poids limbes . .		0.05	0.2	0.6	1.6	2.4	3.2	3	4	3.6	4.2	4.2	3.7
Poids pétioles . .		0.11	0.4	1.3	4.2	5.4	7.4	6.9	8.3	7.1	8.2	6.5	5.3
Poids total . . .		0.15	0.6	2.4	5.8	7.8	10.5	9.5	12.3	10.7	12.4	10.7	9.1
Nombre feuilles .	9	2	2	4	5	4	2	5	3	3	3	4	4
LIMBES													
Humidité		71.1	80.1	84	85.7	85.5		84	82.8	83.7	85.4		86.5
Poids sec		28.9	19.9	16	14.3	14.5		16	17.2	16.3	14.6		13.6
Sucres réducteurs				1.11					< 0.04				< 0.04
Sucres totaux .				1.11	0.04	0.05	0.08	0.1	0.13	0.27	0.17	0.18	0.91
N. total		6.42	5.85	4.75	5.25	5.02	5.18	4.51	4.40	4.35	4.04	3.64	3.49
PETIOLES													
Humidité		79.4	86.3	89.3	90.3	89.4	88.8	88.8	88.4	88.7	89	88.8	89.7
Poids sec		20.6	13.7	10.7	9.7	10.6	11.2	11.2	11.6	11.3	11	11.2	10.3
Sucres réducteurs				2.31					2.93				1.26
Sucres totaux .				2.5	3.09	2.06	2.72	3.39	3.34	2.58	2.84	2.42	1.58
N. total		3.95	3,62	2.75	2.18	1.84	1.73	1.76	1.84	1.86	1.87	1.86	2.08

Toutes les valeurs sont données en millimètres, en grammes ou en centimètres carrés et représentent, dans chaque lot, des moyennes prises pour toutes les feuilles de chaque lot.

En allant des feuilles centrales vers la périphérie, on constate que la surface moyenne des limbes des différents lots suit d'abord une courbe montante régulière, celle-ci s'étend jusqu'aux feuilles du lot VI. Il s'agit des feuilles encore en voie de croissance. Puis la surface moyenne des feuilles marque un léger plateau du lot VI jusqu'au lot VIII, lots dans lesquels les feuilles ont leur taille définitive. Enfin une augmentation de surface des limbes du lot VIII jusqu'au lot X est clairement marquée et indique nécessairement qu'il s'agit d'un autre type de feuilles adultes.



LOTS des FEUILLES I à X, du CENTRE à la PÉRIPHÉRIE

FIG. 20.

Lorsque la longueur des pétioles des feuilles prend comme précédemment appui le point vers le périphérique, la courbe de la croissance de plusieurs de ces éléments du palier tres court dans les lots V et VI, où se trouvent les feuilles qui viennent d'atteindre leur taille finale. Mais il est remarquable de constater que les feuilles qui les ont précédées ont, à leur aisselle, des pétioles de plus en plus longs, comme le montre un deuxième cycle d'augmentations à partir du lot VI jusque vers le milieu du lot VIII. Ce plateau se maintient jusque vers le lot X.

Les plus volumineuses feuilles de nos Bananiers ont disparu. Les feuilles restées vivantes à la périphérie ont une grande surface foliaire et un long pétiole (lot X). Ce long pétiole atteint brusquement dans les lots VIII et IX.

Musa Ensete. Nous avons fait plus d'observations, le 30 septembre en particulier, chez une variété botanique, variété à grand bouquet foliaire, croissant bien vigoureusement, provenant de nos cultures au Jardin de Palanken de Liège. Elle avait été mise en place le 15 mai. Elle avait atteint trois pieds (un mètre), elle a perdu un assez grand nombre de feuilles anciennes. De plus elle a subi des traces de gelures. Le numérotage et l'enlèvement de ces feuilles ont été faits comme précédemment en allant de cette sorte de périphérique. On peut les grouper en lots de feuilles à peu près semblables. Les feuilles de cette Balisiers sont dessinées chacune à l'échelle (fig. 3).

Nous représentons en I (plan VII) et en X (même plan) la feuille la plus basse et la plus élevée de la tige et en IV et VII deux feuilles intermédiaires, de hauteur et de largeur de limbe différentes, de pétiole différents, voir fig. 3 et 3*. Les lots de cette série correspondent à peu près exactement aux lots de la série précédente, sauf qu'il y en a trois de plus, comprenant les feuilles extrêmes périphériques.*

On observe une augmentation régulière de la largeur et de la hauteur des limbes jusqu'à la feuille de rang V — fig. 3. Les variations d'une feuille à l'autre sont minimes dans toute cette région du tronc. Les limbes sont plus hauts que larges.

Cette région correspond toute à celle des feuilles en voie de développement dans le bourgeon foliaire. Ensuite, les courbes prennent une allure parallèle aux abscisses : ici il existe des fluctuations d'une feuille à l'autre, mais elles ne varient pas régulièrement. D'un palier correspondant au lot VI de feuilles adultes dans cette région périphérique, nous avons vu la feuille IX (lot VIII) atteindre la plus grande taille.

Dans la partie des lots X et XI (feuille X), on constate que la hauteur des limbes devient plus petite par rapport à la largeur de ceux-ci. La forme des limbes change aussi. La série présente feuilles de X à IX, assez larges par rapport à leur hauteur. Le développement diminue à une feuille intermédiaire pour cette variété botanique, au palier des feuilles.

Les pétioles augmentent régulièrement en hauteur (voir fig. 3*) jusque à

---

* Bien qu'il s'agisse ici d'une variété à grand bouquet foliaire, les feuilles ont des dimensions moindres que celles examinées dans la 1e série (variété à petit bouquet). Cette variété provient des cultures de Palanken à la suite de la 1e série, elle a été conservée au Jardin botanique de Liège sous celle de la 2e série a été cultivée au jardin botanique de Liège.

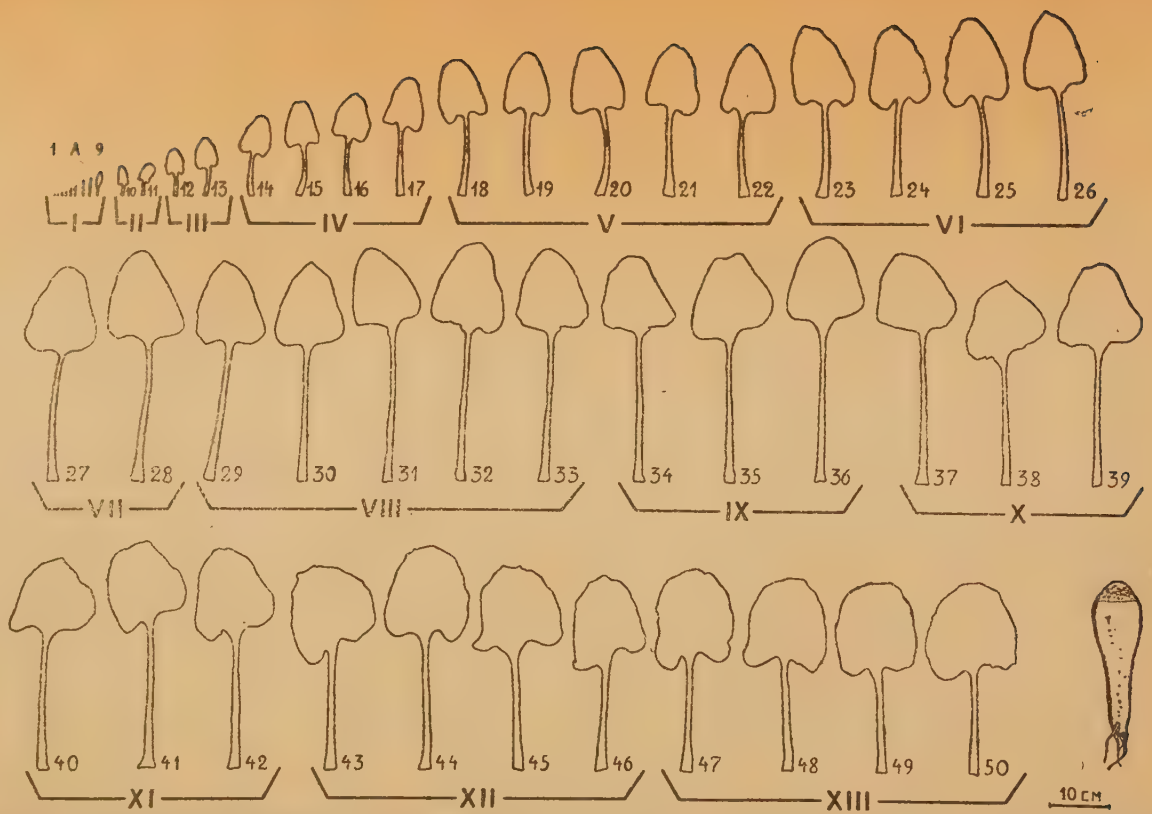


FIG. 30. — Toutes les feuilles d'une Betterave Klein Wanzleben N. extraite le 30 septembre (terrain d'essais, Jardin de Botanique de l'Université de Liége) sont alignées et numérotées à partir de celles du centre (à g. en haut) jusqu'aux plus extérieures. Ces feuilles sont calquées d'après nature. Elles se répartissent en XIII lots de feuilles relativement semblables (taille et forme) ; à dr. en bas, la Betterave à la même échelle.

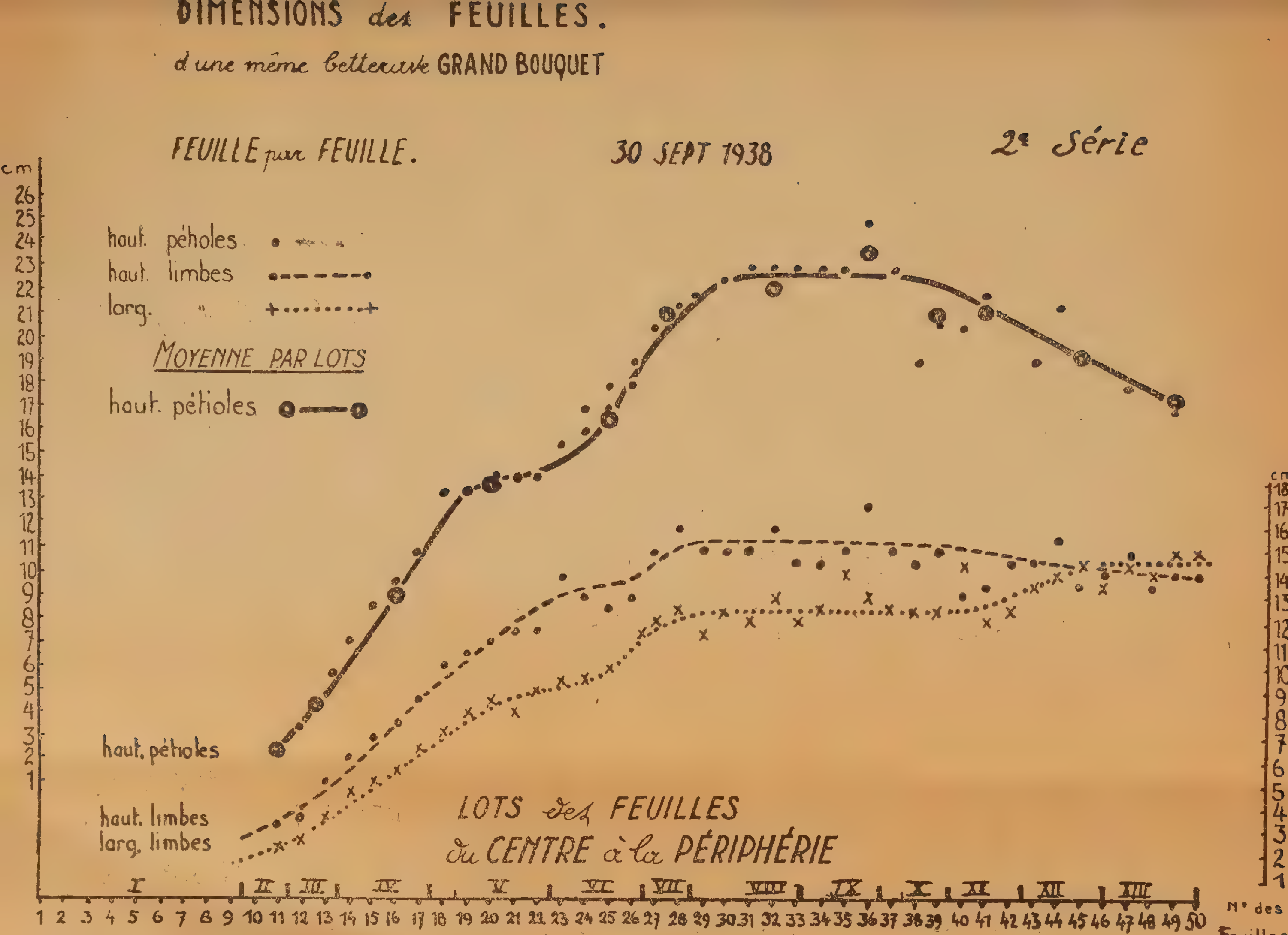

DIMENSIONS des FEUILLES.
d'une même betterave GRAND BOUQUET
FEUILLE par FEUILLE.
30 SEPT 1938
2e Série
haut. pétioles
haut. limbes
larg. "
MOYENNE PAR LOTS
haut. pétioles
haut. pétioles
haut. limbes
larg. limbes
LOTS des FEUILLES
du CENTRE à la PÉRIPHÉRIE
cm
N° des Feuilles.

Fig. 21

la feuille 18 (lot V) et sans variation individuelle. Les feuilles 18 à 22 ont des pétioles de même longueur et la courbe marque un palier court (lot V). Nous reparlerons plus loin de l'existence de ce palier.

Il semble que l'on puisse y attacher une certaine importance car il suggère que c'est probablement dans ce lot que les jeunes feuilles du centre ont atteint leur taille finale.

En septembre, un petit nombre d'entre ces feuilles se trouvait dans cet état. Ce palier au lot V a été aperçu également dans les Betteraves de notre première série, bien que là il ne soit pas indiqué dans l'évolution de la largeur et de la hauteur des limbes. Néanmoins, il trouve confirmation dans l'évolution de la teneur en azote (voir analyse d'Azote plus loin).

La courbe des hauteurs des pétioles reprend une allure ascendante de la feuille 23 à la feuille 31 (lot VIII) et s'établit ensuite en un plateau des feuilles 31 à 37. Dans toute cette région de la courbe, les variations individuelles sont remarquablement petites.

Les pétioles des feuilles 39 à 50 sont de plus en plus courts et les fluctuations individuelles prennent une certaine amplitude. Il ne nous paraît pas douteux que la petite taille de ces pétioles correspond à la hauteur relativement réduite du premier feuillage de la Betterave.

La hauteur totale des feuilles (voir fig. 32) de la base du pétiole au sommet du limbe a une allure très semblable à celle des pétioles.

La courbe représentant le poids des feuilles monte au début très régulièrement jusqu'à la feuille 20 (lot V), ensuite avec des fluctuations assez considérables jusqu'à un palier correspondant aux lots VIII, IX et X. Ensuite un palier plus élevé s'établit pour les feuilles les plus extérieures des lots XI, XII, XIII qui pèsent le plus.

La courbe des surfaces des limbes évolue avec peu de variations individuelles en augmentant jusqu'aux feuilles 27-28 (lot VII) (voir fig. 32) ; puis un plateau se dessine mais dans lequel les surfaces foliaires oscillent assez fort et curieusement entre deux valeurs extrêmes jusqu'aux feuilles 40-42 exclues (lot XI exclu). A partir de ces dernières, on constate une nette augmentation de la surface des limbes (lots XI à XIII) mais avec de fortes variations individuelles.

Il est intéressant de noter que la courbe des poids et celle de la surface des limbes ont une allure semblable.

Ce sont donc les feuilles les plus anciennes de la périphérie (du moins celles qui sont restées sur la plante) qui pèsent le plus, qui ont la surface foliaire la plus grande sur des pétioles notablement plus courts que ceux des feuilles formées plus tard. Les feuilles ultérieures (de 46 à 27) ont une surface foliaire constante et des pétioles uniformément longs : ce sont elles qui constituent le haut bouquet foliaire des Betteraves dans les mois d'août et septembre.

Les feuilles formées plus tard encore (26 à 1) comprennent les feuilles en voie de croissance (17 à 1) et celles qui ont terminé leur croissance (de 26 à 18). Il est intéressant de remarquer que les tailles limites de ces dernières feuilles montrent un palier plus bas que le précédent. Un certain nombre de feuilles forment la transition entre ces deux paliers. Nous pen-

sons que le palier inférieur est une indication de la taille réduite du bouquet foliaire de la Betterave en octobre.

On peut donc conclure de la comparaison des résultats des deux séries que la Betterave, en fin septembre, présente trois types de feuilles (voir

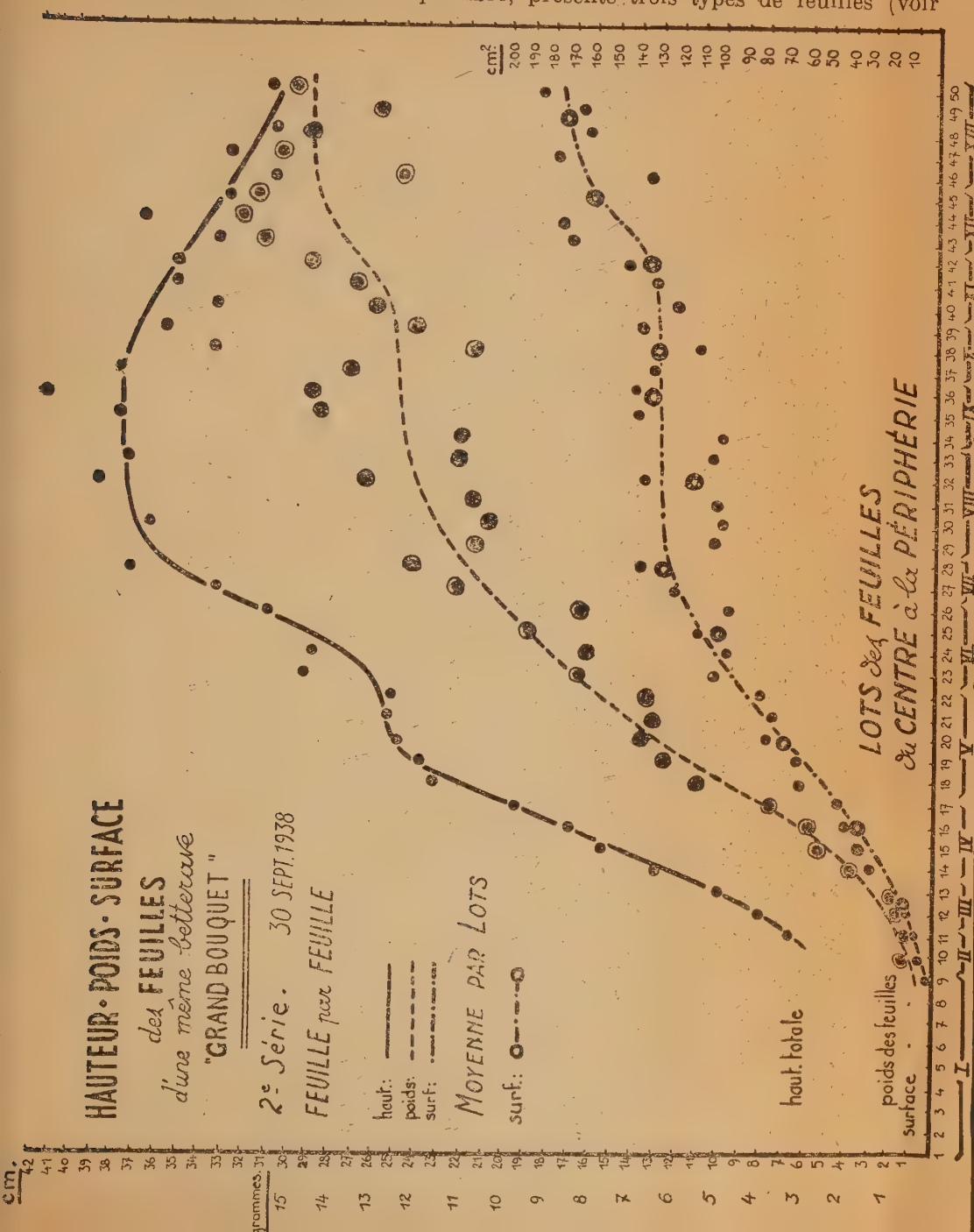


fig. 33), puisque les diverses courbes changent de direction dans les lots V, VIII et X.

Nous citerons maintenant ces trois catégories de feuilles dans l'ordre normal d'apparition ; ce qui fut malheureusement impossible au cours de nos observations directes sur champs d'essais, puisque les individus étudiés avaient perdu un nombre inconnu de feuilles extérieures :

A) ce qui reste des 15 à 20 premières feuilles formées par la plante pendant la première période de sa vie, feuilles ayant atteint depuis longtemps leur taille définitive et leurs caractéristiques : surface foliaire et poids maximum par rapport à toutes les autres feuilles de la Betterave, hauteur moindre que celle des feuilles de la catégorie suivante B ;

B) les 15 à 20 feuilles formées par la Betterave en pleine croissance estivale. Ces feuilles lorsqu'elles sont devenues adultes manifestent une hauteur maximum, une surface et un poids moins considérables que A, la forme du limbe est différente de A ;

C) les 20 feuilles environ formées par la Betterave en fin de végétation et qui, dans les diagrammes se présentent à tous les états de croissance depuis la stade embryonnaire. En devenant adultes, elles se stabilisent dans une taille réduite, constituant le dernier feuillage de la saison, bouquet foliaire plus court que B et qui annonce la poussée ultérieure (l'année suivante normalement) de la tige florifère.

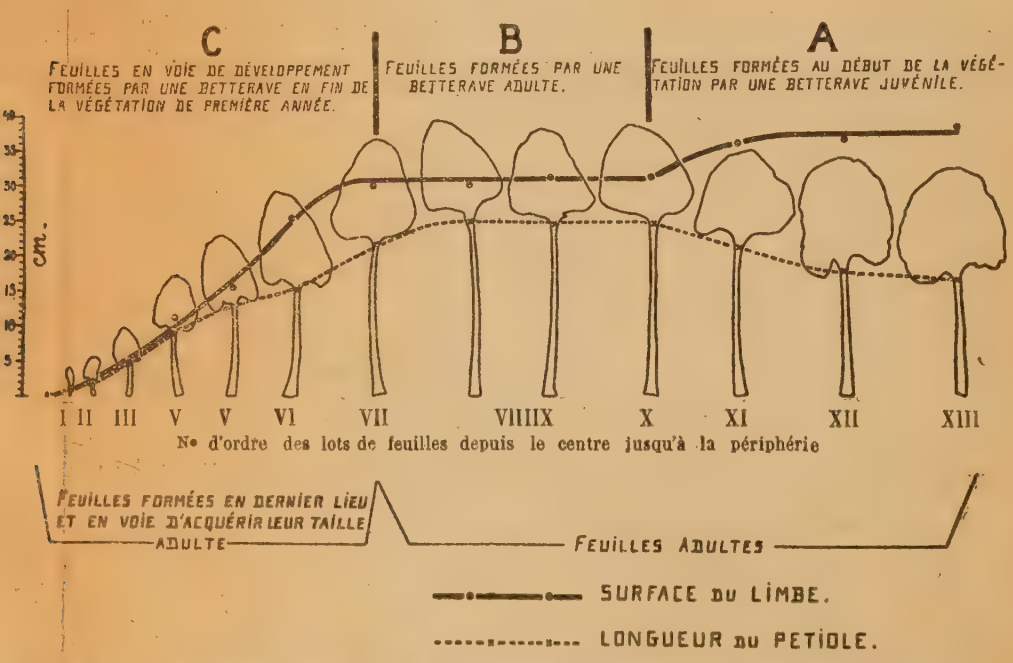


Fig. 33. — Diagramme récapitulatif des caractéristiques des feuilles de la Betterave Klein Wanzleben N. (fig. 30, 31 et 32 et les tableaux correspondants). Les feuilles représentées ici constituent en taille et en forme la moyenne des feuilles de chaque lot. Les trois catégories de feuilles apparaissent clairement avec leurs caractéristiques délimitant ainsi trois bouquets foliaires différents produits successivement.

La Betterave forme donc trois bouquets foliaires successifs, de forme, de taille et probablement de propriétés différentes ; elle porte uniquement le premier au début de la végétation (A), ensuite à la fois le premier et le deuxième (A et B). Enfin, pendant que les feuilles de A s'éliminent, les feuilles de C se forment, de sorte qu'elle peut porter pendant un temps les trois catégories de feuilles, puis seulement les deux dernières.

Dans nos analyses précédentes, nous avons utilisé d'une manière générale les feuilles de la catégorie B, sauf toutefois au début de la végétation.

Analyse chimique des feuilles des deux séries.

Nous allons examiner maintenant quel est le contenu chimique de ces différentes catégories de feuilles, l'analyse portant sur un certain nombre de feuilles caractéristiques de chacun des lots définis plus haut :

Analyse des sucres.

1re série (moyenne de 10 Betteraves).

Les différents lots que nous avons constitués dans la première série s'inscrivent dans les catégories de feuilles C et B, définies plus haut. Les feuilles de la catégorie A manquent, étant déjà fanées. La catégorie C va des lots I à IV, la catégorie B du lot VII au lot X.

Nous y avons dosé les sucres totaux solubles et réducteurs dans les limbes et les pétioles (fig. 34 et 34*bis*).

La teneur en sucres des limbes des lots I à VII (cat. C.) est relativement basse et fluctuante. N'oublions pas qu'il s'agit surtout de feuilles en voie de formation et qu'elles utilisent des sucres que les plus petites d'entre elles n'ont pas synthétisé elle-mêmes. Ce qu'elles contiennent est en plus grande partie du sucre venant de la racine. Les plus grandes deviennent progressivement capables de photosynthèse.

La teneur en sucre des limbes des lots VII et X (cat. B.) augmente rapidement. Les sucres réducteurs évoluent parallèlement aux sucres totaux et se maintiennent à un taux assez élevé. Il s'agit de feuilles arrivées à leur taille définitive en pleine action de photosynthèse. Elles sont prises toutes à 7 heures du matin, par conséquent, nous sommes en droit de nous étonner de leur relativement forte teneur en sucre. Mais il convient de rappeler ici que les plantes de cette première série ont été prises dans les champs de culture et qu'elles étaient atteintes de jaunisse.

Les pétioles des feuilles de cette série ont une teneur en sucres totaux fluctuante d'un lot à l'autre et très élevée.

La teneur en sucres réducteurs suit parallèlement.

Cette forte teneur en sucres des limbes et des pétioles doit probablement être mise sur le compte de la jaunisse qui fut abondante dans les champs

en 1938 : comme on sait depuis les travaux de QUANJER (1), ROLAND (2) DUFRENOY et ROLAND (3), cette maladie oblitère les tubes criblés par suite de gommose du phloème et bloque la translocation normale. Les

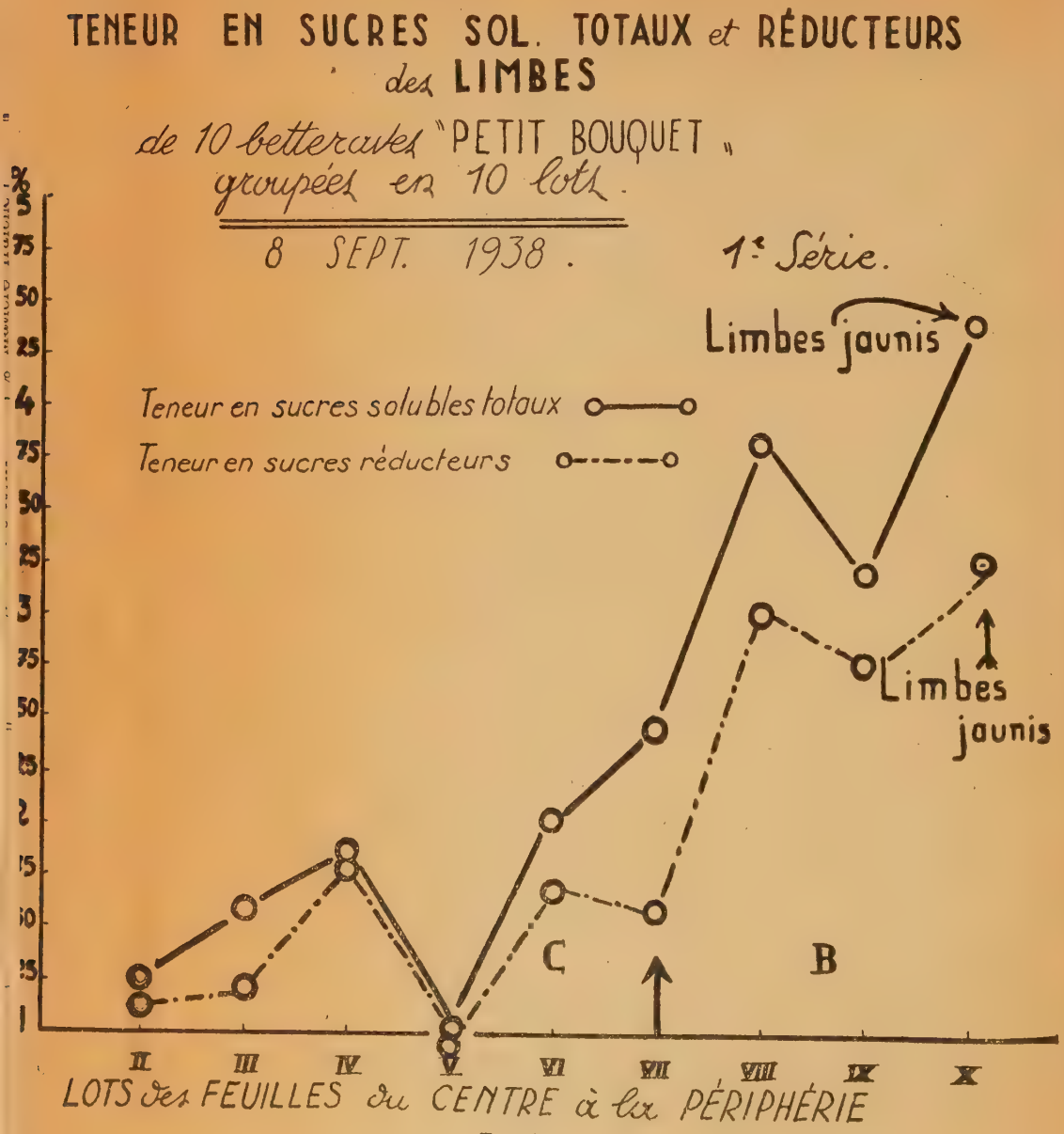


FIG. 34.

(1) QUANJER. — Enkele Kenmerken der Vergelingsziekte van Suiker en voederbieten ter onderscheiding van de zwarte houtvaten ziekte. (Tijdschrift over Plantenziekten, Oct. ; 1934).

(2) ROLAND. — Recherches sur la jaunisse de la Betterave et quelques observations sur la mosaïque de cette plante. (Inst. Belge Amélior. Bett. **2** ; 1936).

(3) DUFRENOY & ROLAND. — La Jaunisse de la Betterave, (Inst. Belge Amélior. Bett. **6** ; 1938).

feuilles (2me série) analysées le 30 septembre et indemnes de jaunisse étaient presque vides de sucres réducteurs : 0,05 %, 0,08 %, 0,10 %, 0,13 %, 2,27 %.

Cependant, les fluctuations considérables de ces courbes ne sont pas aisément interprétables dans l'état actuel de cette recherche car, il est malaisé de faire la part des facteurs externes et des facteurs internes. De prochains essais seront tentés en milieu constant avec des plantes non porteuses de virus.

Les analyses réalisées sur la plante saine de la 2me série sont cependant déjà fort intéressantes.

2me *série* (Betterave unique) :

Nous avons dosé *les sucres totaux et réducteurs* des limbes et des pétioles des différents lots de feuilles de cette Betterave. Ceux-ci se répartissent dans les catégories C et B comme précédemment et dans la catégorie A (lots de X à XIII n'étant pas encore tous fanés).

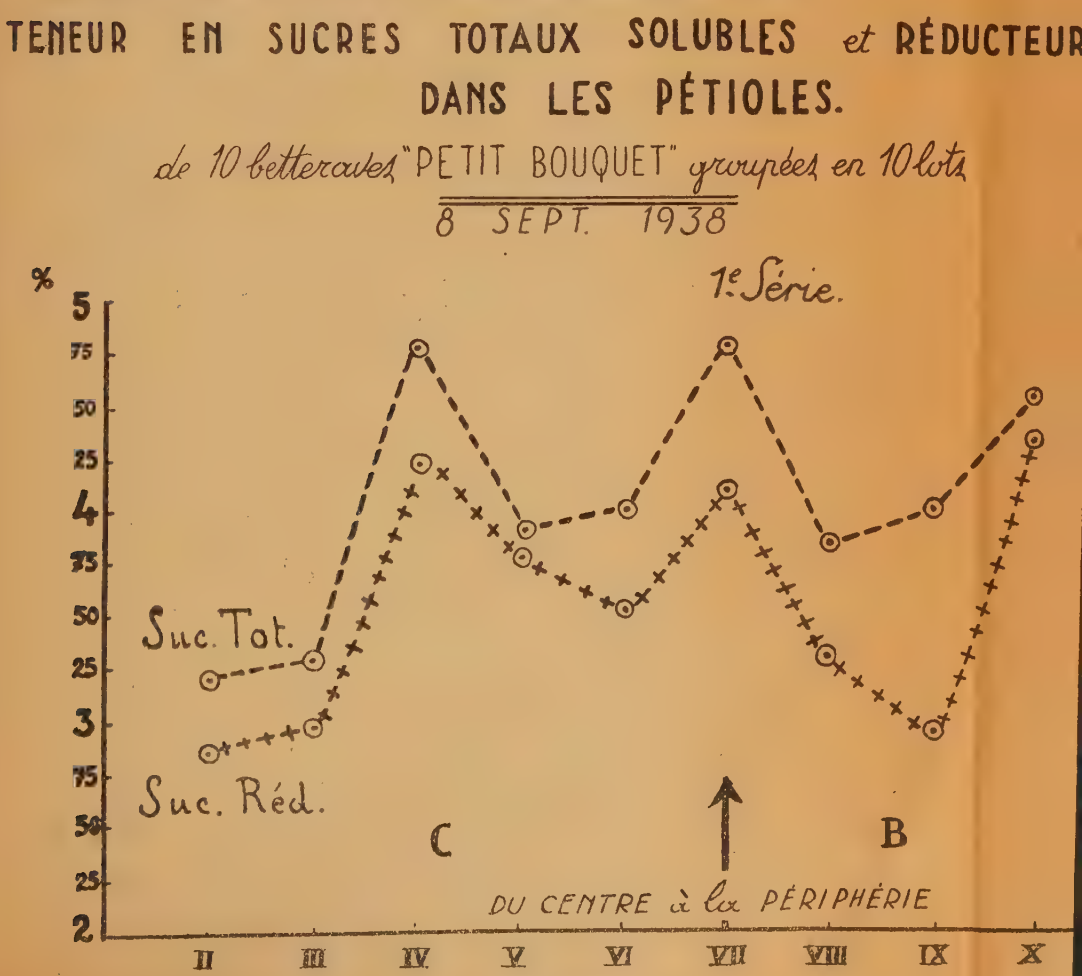


FIG. 34bis.

TENEUR en SUCRES TOTAUX SOL.
des feuilles d'une betterave "GRAND BOUQUET"
réparties en 13 lots.
• 30 SEPT. 1938 •

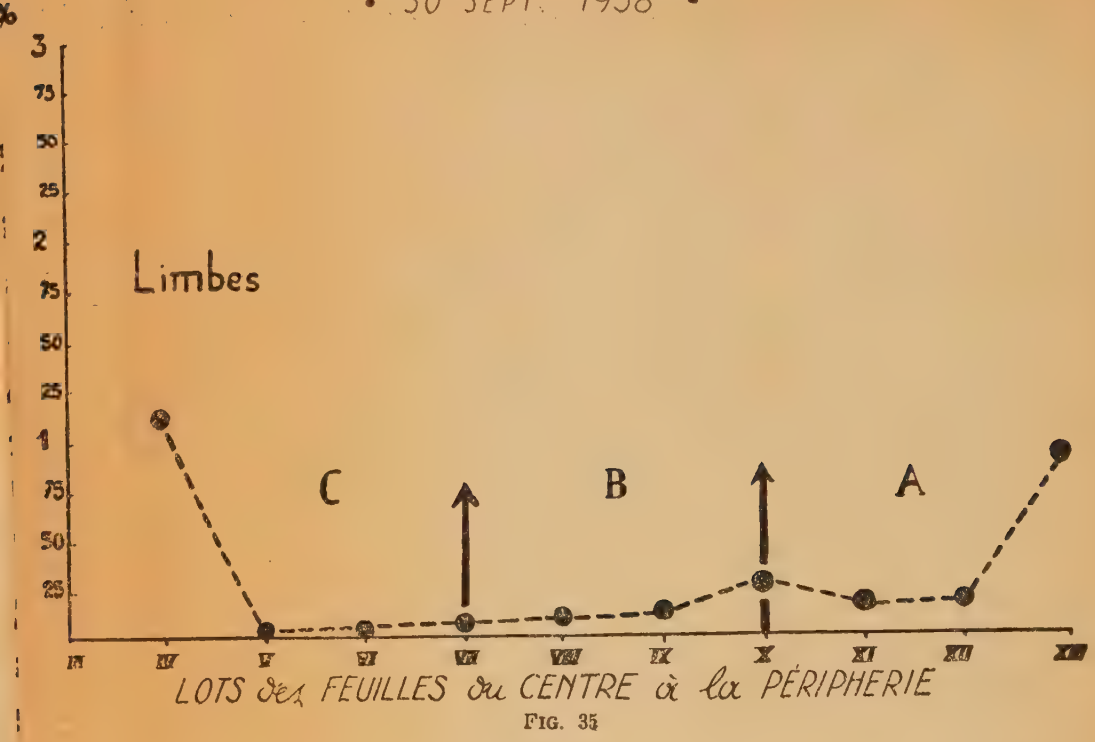
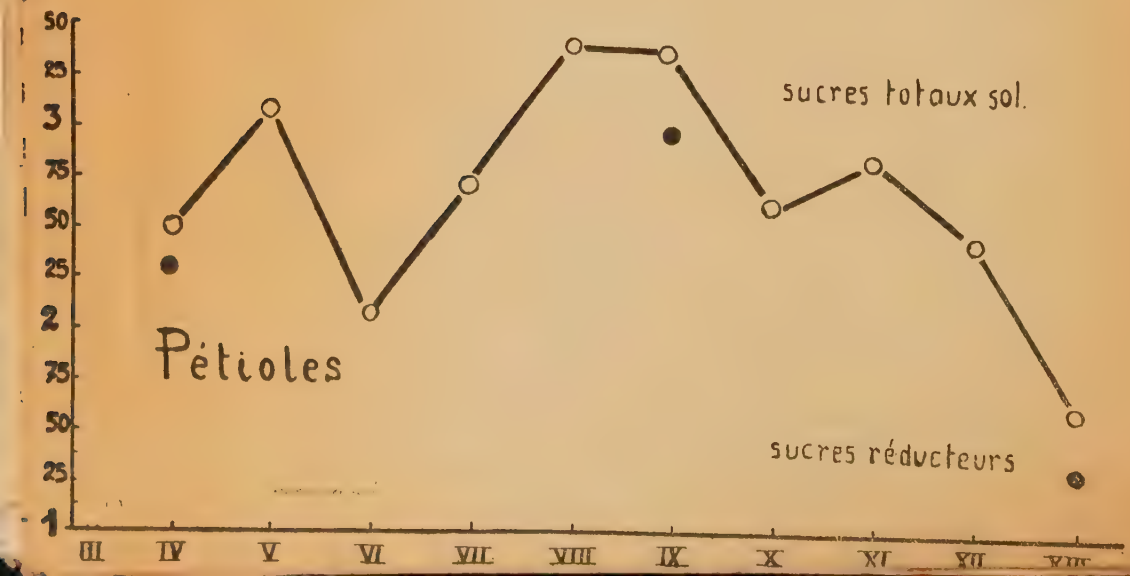


FIG. 35



Dans la catégorie C, (fig. 35) les limbes des jeunes feuilles du lot IV (ce sont les plus jeunes feuilles que nous ayons pu examiner) ont une teneur en sucres appréciable. Les lots suivants de la même catégorie à partir du lot V ont une teneurs en sucre très faible qui se maintient dans tous les lots VI et VII de la catégorie C, de même dans tous les lots de la catégorie B (VIII, IX, X) et de la catégorie A (XI et XII).

Il n'y a que le dernier lot de la catégorie A (lot XIII) comprenant les feuilles extérieures sur le point de faner, dont la teneur en sucres se relève aux environs de 1%. Ainsi donc, à part les premières feuilles (lot IV) qui ne fonctionnent probablement pas encore pour leur propre compte et les dernières (lot XIII) qui sont mourantes, toutes les feuilles des trois catégories ont des limbes presque vides de sucres totaux lorsqu'on les prend à 7 heures du matin. Ce résultat confirme l'état de santé excellent de la plante et le bon fonctionnement de la circulation des sucres. Nous nous proposons d'organiser quelques essais spéciaux de photosynthèse dans le but de fixer les éventuelles et probables différences du fonctionnement entre les trois catégories de feuilles pendant le jour.

La teneur en sucres totaux des pétioles (fig. 36) de cette Betterave saine est inférieure à celle des plantes de grande culture. Elle fluctue d'un lot à l'autre. Nous devons constater cependant une diminution régulière et sensible dans la catégorie A appartenant aux feuilles extérieures. Des coups de sonde relatifs aux sucres réducteurs, nous les montre chaque fois légèrement inférieurs aux sucres totaux.

Analyse de l'Azote.

Dans la 1re série (voir fig. 37) : les lots de feuilles de la catégorie C montrent pour les limbes et les pétioles une teneur élevée en Azote, au centre du bouquet foliaire (lot II). Une diminution de cette teneur, lente dans les limbes, rapide dans les pétioles se manifeste jusque dans les lots VI et VII, c'est-à-dire dans les feuilles C devenues adultes. La courbe se stabilise dans les deux organes depuis le lot VII jusqu'au lot X, c'est-à-dire dans les feuilles adultes de la catégorie B. Toutefois pour les limbes du lot X, on constate qu'ils renferment sensiblement moins d'Azote, mais nous savons qu'ils appartiennent aux feuilles extérieures en train de jaunir.

Dans la 2me série (fig. 38) : les différents lots de feuilles appartenant à une seule et même Betterave (cat. A. B. C.) donnent pour les limbes et les pétioles des courbes très intéressantes. Dans la catégorie C, l'Azote diminue de part et d'autre depuis le lot II des jeunes feuilles du centre jusqu'aux lots V à VII des feuilles devenues adultes. Dans la catégorie B, jusqu'au lot X, les pétioles continuent à présenter respectivement la même teneur en Azote. Dans la catégorie A (X à XIII), les limbes ont une teneur en Azote qui diminue sensiblement et régulièrement, les pétioles sont comparables à ceux de la catégorie B et ont donc une teneur en Azote stabilisée, sauf ceux du lot XIII qui appartiennent aux feuilles extérieures, en voie de fanaison.

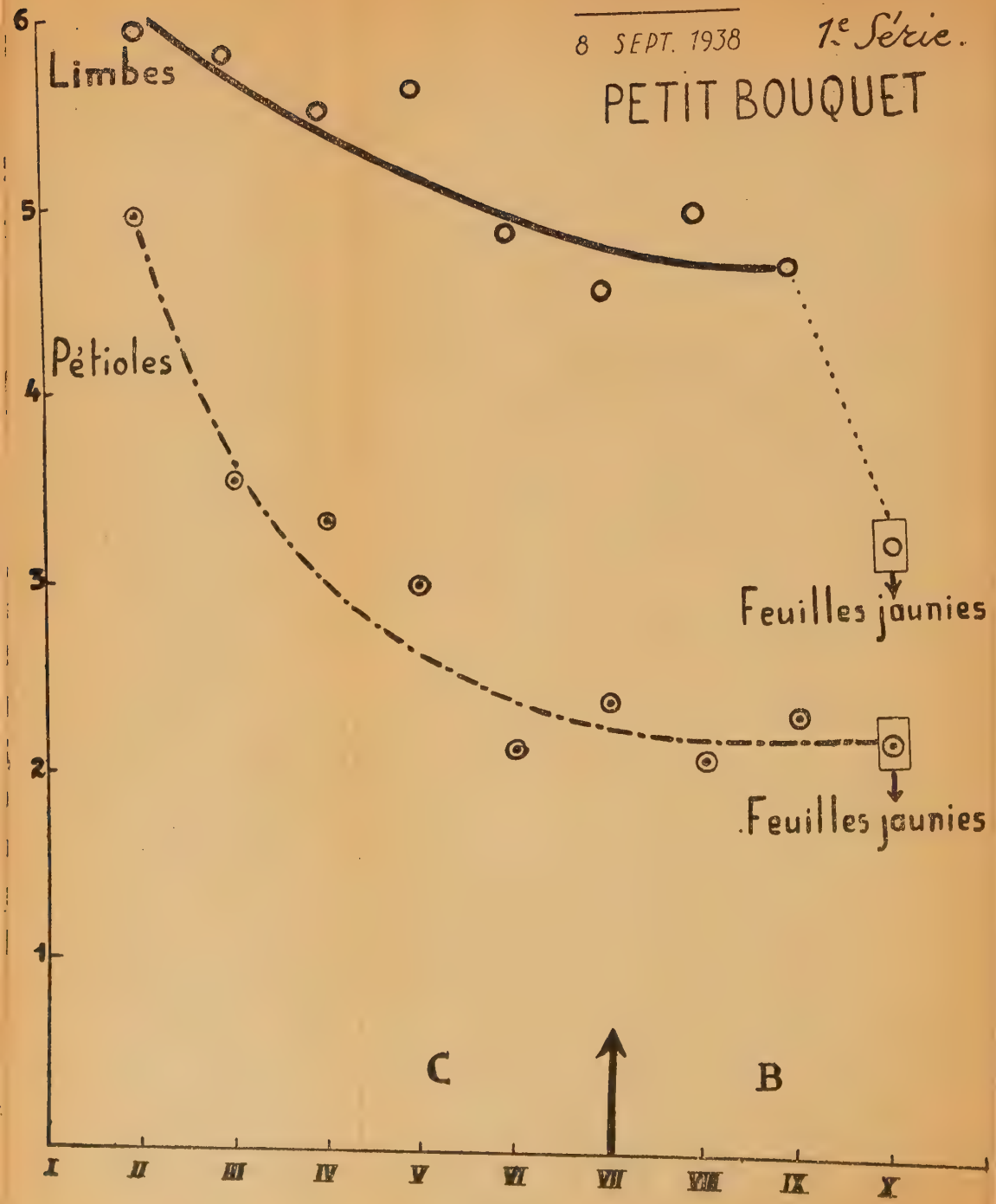

AZOTE TOTAL
8 SEPT. 1938
1.e Série.
PETIT BOUQUET
Limbes
Pétioles
Feuilles jaunies
Feuilles jaunies
6
5
4
3
2
1
C
B
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X

FIG. 37.

Pour la teneur en Azote donc, les résultats de deux séries concordent assez bien, mais c'est la 2me série (des plantes saines) qui est la plus démonstrative. C'est dans les lots VI et V que cesse la diminution dans les limbes et les pétioles. Nous pouvons de ce fait tirer l'indication que les feuilles de la catégorie C atteignent à ce point leur état adulte, état dans lequel se trouvent les feuilles de la catégorie B.

Les limbes des lots de la catégorie A (série 2) contiennent de moins en moins d'Azote, selon leur ancienneté.

Etude des Poids secs.

Le poids sec, qu'il s'agisse de limbes ou de pétioles reste à peu près constant dans les différents lots de feuilles des catégories C et B de la première série (fig. 38*bis*). Ces résultats sont curieux surtout si nous les comparons aux mêmes mesures dans les feuilles d'une seule betterave (2me série) (fig. 39). Cependant, il faut remarquer, que de part et d'autre des points du lot IX, les courbes esquissent la même allure dans la 1re série et dans la 2me. On voit de plus que les jeunes feuilles des lots II, III, IV se comportent de manière différente. Dans la première série, elles sont moins riches en matière sèche que dans la 2me. Dans la 2me série, les courbes présentent une évolution extrêmement régulière, voisine des données classiques : les feuilles perdent du poids sec à mesure qu'elles se développent. Cette perte de poids sec s'arrête aux feuilles du lot V que nous considérons comme les feuilles de la catégorie C arrivées à l'état adulte. Nous avons déjà remarqué précédemment que c'est dans le lot V que la teneur en sucre du limbe se stabilise au plateau très bas du diagramme (fig. 35) et il en est de même pour la teneur en Azote (fig. 38).

Le poids sec des pétioles est, comme on sait, toujours inférieur à celui des limbes et évolue parallèlement.

Les lots des feuilles suivantes (catégories B et A) ne manifestent pas d'augmentation de poids sec, car nos analyses ont toutes été faites à 7 heures du matin et les produits de la photosynthèse élaborés pendant la journée ont été éliminés normalement pendant la nuit, chez ce matériel sain, exempt de Jaunisse.

* * *

Rappelons que cette étude se rapporte à des Betteraves adultes. Les feuilles extérieures (cat. A) appartiennent encore au bouquet foliaire initial de la jeune Betterave. Les plus grandes feuilles (cat. B) ont été formées ensuite par une Betterave plus âgée et plus grosse. Les petites feuilles du centre (cat. C) sont en voie de développement et lorsqu'elles sont complètement formées (lot V ou VI) elles ont des caractéristiques, comme une taille relativement réduite, qui participent peut-être à la fois de conditions internes et de conditions externes automnales préparant la floraison. Au

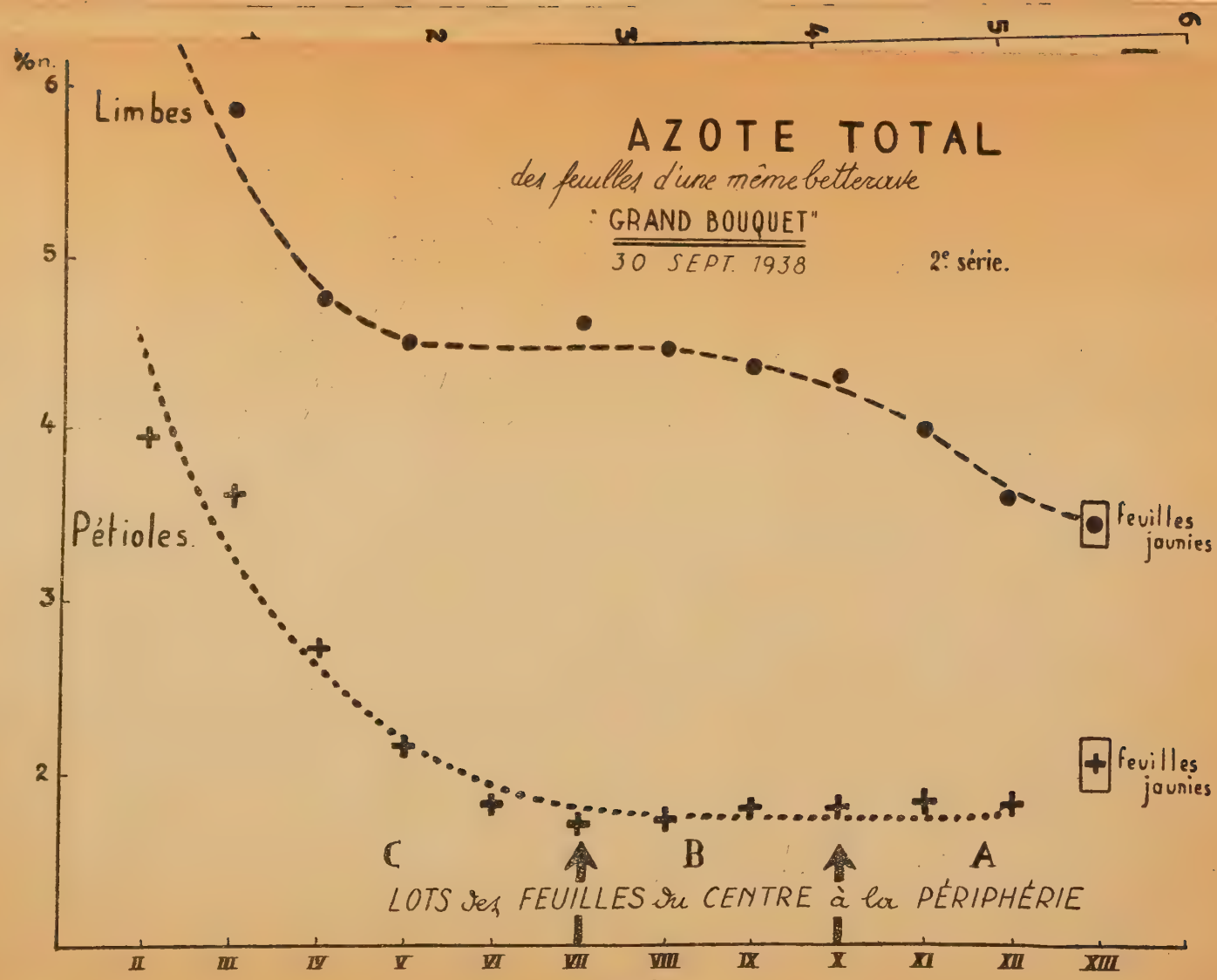

%n.
6
5
4
3
2
Limbes
Pétioles
AZOTE TOTAL
des feuilles d'une même betterave
"GRAND BOUQUET"
30 SEPT. 1938
2e série.
feuilles jaunies
feuilles jaunies
C
B
A
LOTS des FEUILLES du CENTRE à la PÉRIPHÉRIE
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X
XI
XII
XIII

FIG. 38.

cours de cette étude des feuilles, nos 2 séries d'observations et d'analyses se confirment sur plusieurs points.

Les catégories A, B, C de feuilles que nous avons établies correspondent clairement à des changements dans l'état chimique de celles-ci, quelle que soit la variété considérée. (voir fig. 33)

Dans la catégorie C, les feuilles du lot V marquent le point où les jeunes feuilles cessent de perdre du sucre, de l'Azote et de diminuer en poids sec, c'est aussi dans ce lot que la surface des limbes atteint une valeur relativement réduite. Ces observations sont valables pour une Betterave saine et vigoureuse comme celle de la 2me série.

Dans la catégorie B, d'une manière générale, les diagrammes des deux séries permettent d'apercevoir un palier entre les groupes VII et X. La hauteur des pétioles et des limbes, la largeur et la surface de ces derniers, la largeur des pétioles, les teneurs en Azote et matière sèche justifient la délimitation, dans le bouquet foliaire, de la catégorie B de feuilles. Nous pouvons donc considérer ces feuilles comme étant des feuilles adultes et comparables, formées par une Betterave devenant adulte.

Dans nos analyses diverses au cours de l'étude générale de la Betterave, nous nous sommes précisément attachés à échantillonner les feuilles de cette catégorie B.

Dans la catégorie A, nous nous trouvons en présence de feuilles, qui, comme nous l'avons dit, sont formées au début de la végétation par une Betterave relativement juvénile. Ces feuilles sont destinées à disparaître, progressivement, plus ou moins vite. Les Betteraves de la première série atteintes de jaunisse avaient déjà perdu en septembre les feuilles de la catégorie A, tandis que celles, bien saines cultivées à Liége les possédaient encore presque toutes. Les feuilles de cette catégorie sont moins riches en matière sèche, en Azote, que les feuilles des autres catégories.

Ainsi donc, aux différences de forme, de taille et d'âge dans les feuilles des catégories A, B, C, d'une même Betterave, ajoutent des différences dans leur contenu en matière sèche, en sucres et en Azote ; ces différences dans le contenu chimique sont celles de Betteraves examinées au mois de septembre.

Nous recherchons actuellement dans quelle mesure ces différences se maintiennent ou évoluent au cours de la saison végétative, quelles sont les répercussions qu'elles peuvent avoir sur le régime des activités (photosynthétiques et autres) de chaque catégorie de feuilles, enfin dans quel rapport elles se trouvent avec le milieu.

CHAPITRE V.

LES AGES PHYSIOLOGIQUES DE LA BETTERAVE.

Les résultats expérimentaux de 1938 ont été obtenus chronologiquement, sans que nous nous soyons préoccupés à aucun moment de l'âge physiologique des betteraves. Les résultats de 1939 sur jeunes betteraves

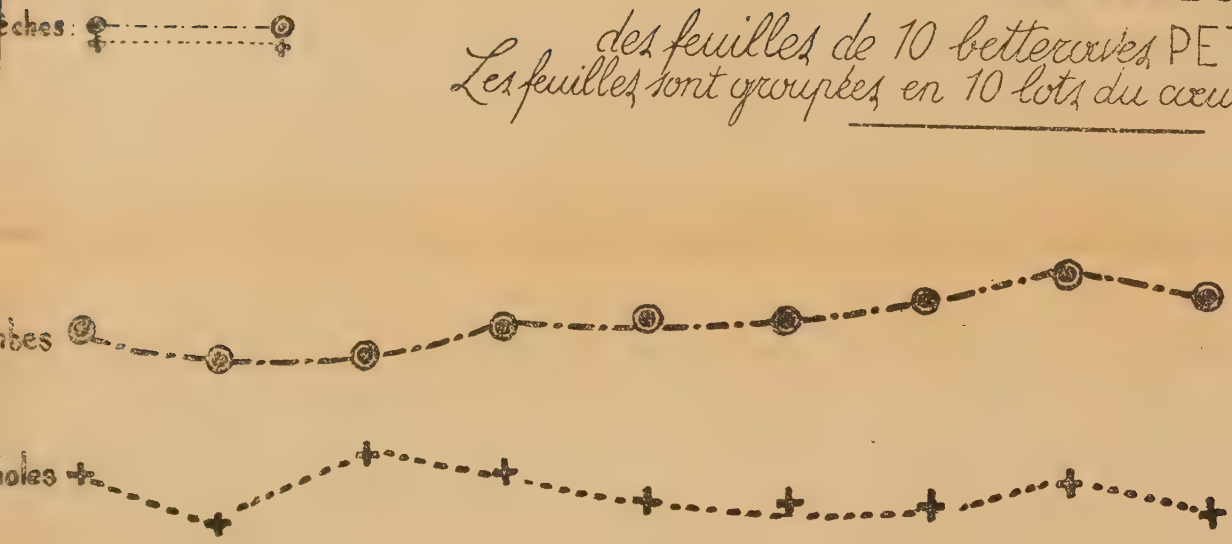
MATIERES SÈCHES

des feuilles de 10 betteraves PETIT BOUQUET..

Les feuilles sont groupées en 10 lots du cœur 1 à l'extérieur X.

8 SEPT. 38.

1e Série

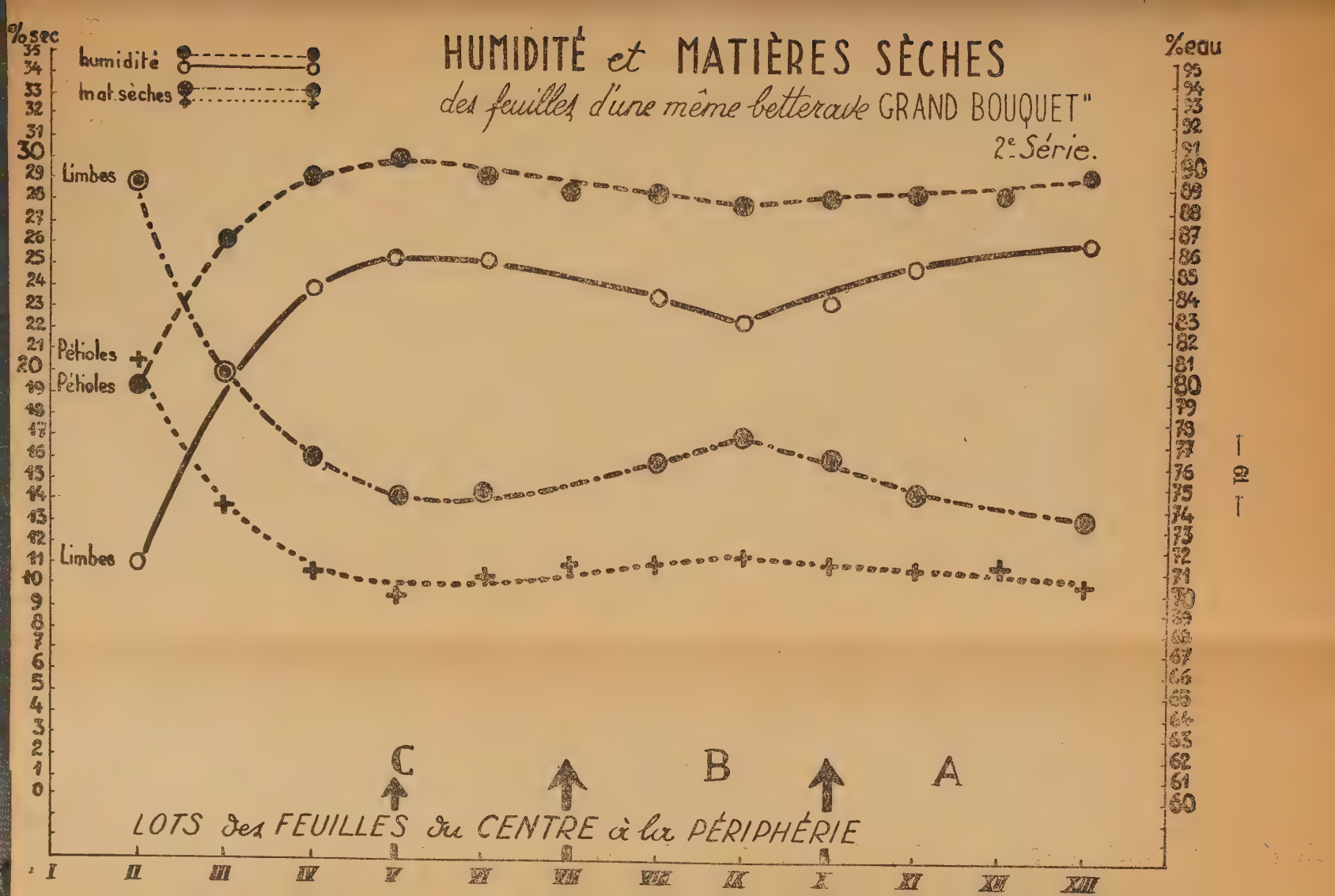


C B

LOTS des FEUILLES du CENTRE à la PÉRIPHERIE

II III IV V VI VII VIII IX X

Fig. 28bis


HUMIDITÉ et MATIÈRES SÈCHES
des feuilles d'une même betterave GRAND BOUQUET"
2e Série.
% sec
% eau
humidité
mat. sèches
Limbes
Pétioles
Pétioles
Limbes
C
B
A
LOTS des FEUILLES du CENTRE à la PÉRIPHÉRIE
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X
XI
XII
XIII

ont été présentés directement en tenant compte de la notion des âges physiologiques. Cette notion d'âge physiologique nous paraît de toute importance. L'un de nous s'est exprimé comme suit précédemment (1) dans une étude sur *Bryonia dioïca* L. « L'étude des périodes de végétation de cette espèce a été soigneusement faite. Ce point a selon nous une importance primordiale, car, sans une connaissance approfondie des états successifs dans lesquels les différents individus se présentent au cours de leur vie saisonnière, il n'est pas possible de comparer avec quelque chance de succès, les résultats... » « Nous sommes amenés à insister sur la nécessité en physiologie végétale, de ne pas tenir compte du nombre de jours d'existence des individus mis en expérience. Il est indispensable d'introduire la notion d'âge physiologique en lieu et place d'âge chronologique ».

A la lumière de nos observations et de nos analyses, et sans tenir compte du nombre de jours d'existence de la plante, il est possible de dégager l'histoire physiologique de la Betterave sucrière.

La variété à petit bouquet foliaire que nous avons suivie plus longtemps que l'autre permet d'examiner le déroulement de la croissance de la plante entière, l'évolution anatomique de la racine et les fluctuations chimiques de celle-ci ainsi que celles des feuilles.

Les considérations que nous allons exposer sont valables pour la variété à grand bouquet foliaire car, comme nous l'avons montré, les courbes des deux variétés évoluent parallèlement.

La mise en parallèle de nos divers résultats montre clairement un certain nombre de phénomènes synchroniques. Il existe des courbes de l'évolution chimique des racines de betterave qui changent de direction a des moments précis marqués par des aspects de la morphologie extérieure ou de l'anatomie de la racine ou encore de la croissance de l'organisme (taille, poids, nombre de feuilles).

La fig. 40 révèle ces coïncidences intéressantes. Elle comprend trois parties :

en haut, les diagrammes relatifs aux observations morphologiques extérieures avec un croquis de la betterave à la limite de chacune des périodes. Ces croquis sont à l'échelle.

au centre, des coupes schématiques faites au niveau de la base de l'hypocotyle ou, si l'on veut, de la partie superieure de la racine, indiquant l'évolution de la structure anatomique.

en bas, les courbes représentant l'évolution du chimisme de la racine, celui des feuilles n'est pas donné ici.

On peut, sur ce tableau délimiter logiquement 5 étapes dans la vie saisonnière de la betterave depuis la germination jusqu'à la récolte (dans le milieu hesbayen, cette période va d'avril à octobre) :

1) *Différentiation primaire*. Levée de la plantule, allongement de la racine principale, de l'hypocotyle : apparition, verdissement et étalement

(1) Bouillenne R. & Demaret F. — Echanges respiratoires en fonction de l'hydratation des tubercules mâles et femelles de **Bryonia dioica L.** au cours de leur

des deux cotylédons ; structure primaire de la racine et de l'hypocotyle. Cette période dure jusqu'au moment où les deux premières feuilles deviennent visibles entre les cotylédons.

2) *Différentiation secondaire.* Le méristème de la tige entre en activité mais celle-ci ne s'allonge guère. Les premières feuilles se forment (catégorie A) : différentiation du cambium dans la racine et l'hypocotyle et formation des éléments vasculaires, xylème et phloème secondaires ; diminution de l'eau, de l'azote total et de l'azote protéinique dans les racines ; augmentation de la matière sèche ; pas d'accumulation de sucres totaux solubles ; début de la décortication visible extérieurement ; cette période va de 2 à 5-6 feuilles.

3) *Décortication.* Les feuilles se développent successivement à partir du centre de la tige qui reste courte, elles constituent un bouquet foliaire en rosette, à limbe large et pétiole court (catégorie A). La racine s'épaissit brusquement : fortes déchirures dans la base de l'hypocotyle et cicatrisation. Apparition d'anneaux de cambiums périphériques. Cependant, le diamètre de la racine ne prend pas encore les fortes dimensions qu'il aura plus tard. Dans les racines, la diminution de l'eau, de l'azote total, de l'azote protéinique et des cendres se poursuit. La matière sèche continue à augmenter ; les sucres solubles s'accumulent rapidement ; le poids de la racine ne s'accroît guère ; cette période va de 5-6 feuilles à 12-16 feuilles.

4) *Tubérisation.* Les feuilles nouvelles lorsqu'elles ont atteint leur taille adulte, sont hautes sur long pétiole devenant extrêmement épais à la base la surface du limbe est un peu moins large (catégorie B) ; il en résulte que progressivement s'installe au centre de la rosette un bouquet foliaire différent du premier ; à la fin de cette période, le nombre de feuilles devient constant, les cotylédons et les feuilles de la catégorie A fanent. Dans la racine les anneaux périphériques de cambium fonctionnent ; les régions vasculaires des nouveaux tissus formés sont en connection avec les feuilles (catégorie B) : les régions de parenchyme de réserve se constituent. La racine augmente énormément en poids et en volume. Les teneurs en eau, azote total, azote protéinique et en cendres ne diminuent plus guère ; la matière sèche augmente moins fortement ; la teneur en sucres solubles poursuit sa courbe ascendante. Au début de cette période se manifeste fréquemment un réveil abondant de bourgeons axillaires des feuilles de la betterave, réveil provoqué par une lésion du méristème de la tige. Cette période va de 12-16 feuilles à 40-50 feuilles.

5) *Maturation.* Nombre à peu près constant de feuilles se maintenant jusqu'à la fin de la végétation (40 à 50) ; les feuilles nouvelles formées au centre ont des pétioles plus courts et des surfaces plus réduites que les feuilles précédentes (catégorie C) ; les feuilles les plus anciennes (catégorie A) sont presqu'entièrement éliminées ; elles sont suivies par les plus externes de la catégorie B ; le bouquet foliaire est réduit en taille. Le volume, le poids de la racine, ses teneurs en sucres solubles et en matière sèche n'augmentent plus que lentement.

La période suivante sera la *Floraison* : la tige, terminée par les pri-

Nous n'avons pas encore de nombreuses données sur cette période qui se manifeste normalement dans le cours de la deuxième année et occasionnellement à la fin de la première.

Dans quelle mesure ces étapes physiologiques correspondent-elles à des « phases de développement » ; constituent-elles une succession de stades biologiques qualitativement différents l'un de l'autre mais liés l'un à l'autre par un déroulement progressif irréversible de réactions biochimiques internes dépendant de manière précise de certains facteurs du milieu ? Nous ne pouvons répondre par l'affirmative, car il nous faudrait savoir si nos étapes correspondent à des changements phasiques dans les activités méristématiques de la Betterave.

Néanmoins, nous considérons que nous apportons quelques faits nouveaux concernant la diagnose des âges physiologiques de la betterave, basés sur l'évolution des caractères morphologiques et anatomiques ainsi que sur les variations de son contenu biochimique, en attendant que l'on puisse ultérieurement repérer les ajustements phasiques qui se produisent dans les méristèmes. (*)

(*) A la suite des travaux de LYSENKO (l. c.), on sait qu'il existe entre la germination et la poussée des tiges et des racines des phases consécutives qui ont chacune leurs relations particulières avec la température du milieu et l'éclairement, l'aération, l'humidité. Nous en avons exposé les principes dans notre introduction.

A titre documentaire, voici quelles sont ces phases :

L'une des premières se produit dans la graine, en voie de germination ; elle intéresse l'embryon imbibé et réveillé ; elle ne laisse pas trace de changements morphologiques et elle est liée à des conditions thermiques extrêmement limitées à tel point que si, pendant un certain temps, cette zône optimale de température n'est pas réalisée, la plante qui poussera ensuite restera stérile ; c'est la thermophase de VAVILOV ou la phase de vernalisation de LYSENKO. Le degré de température nécessaire est différent selon les espèces ; le blé, la betterave exigent des températures basses, tandis que le coton exige des températures élevées.

Ainsi donc, avant même que l'embryon ait manifesté une croissance perceptible, ses tissus sont le siège d'ajustements chimiques qui lui donnent la capacité de former ultérieurement une plante sexuée.

Une autre phase complète l'évolution interne de la précédente qui, seule, est insuffisante pour rendre la plante adulte et reproductrice ; elle s'accompagne de croissance, elle est favorisée par une température généralement élevée ; elle est notamment sous la dépendance d'une certaine durée de l'éclairement, c'est-à-dire de la longueur du jour ; c'est la phase où il y a un photopériodisme très net et défini pour chaque espèce.

Il s'entend que le rôle de la température ou de la lumière dans le déroulement de ces phases n'est effectif que si les autres facteurs extérieurs ne sont pas limitants : aération, humidité, etc.

En résumé, les premières phases ont été désignées comme suit par divers auteurs :

1) Phase de germination, qui correspond au réveil de l'embryon et qui précède nécessairement toutes les autres dans la graine (Mc KENNEY 1935) (1).

2) Phase de vernalisation qui, chez la betterave, est réalisée grâce à une température assez basse voisine de 10° C (LYSENKO). Nous l'avons vérifié nous-mêmes dans nos essais de germination en milieu artificiel.

3) Photophase appelée aussi seconde phase, qui est favorisée par une température élevée et dans laquelle les plantes réagissent à la durée de l'éclairement. Certaines espèces de plantes exigent de longs jours, d'autres des jours courts pendant un certain laps de temps. Pendant cette photophase, se produit la première poussée (Lysenko — 1932).

(1) Mc. KENNEY & SANDO W. J. — Earliness of sexual reproduction in Wheat as influenced by temperature and Light in relation to growth phases. (Journal Agric. Res. 51 : 621-641 : 1935)

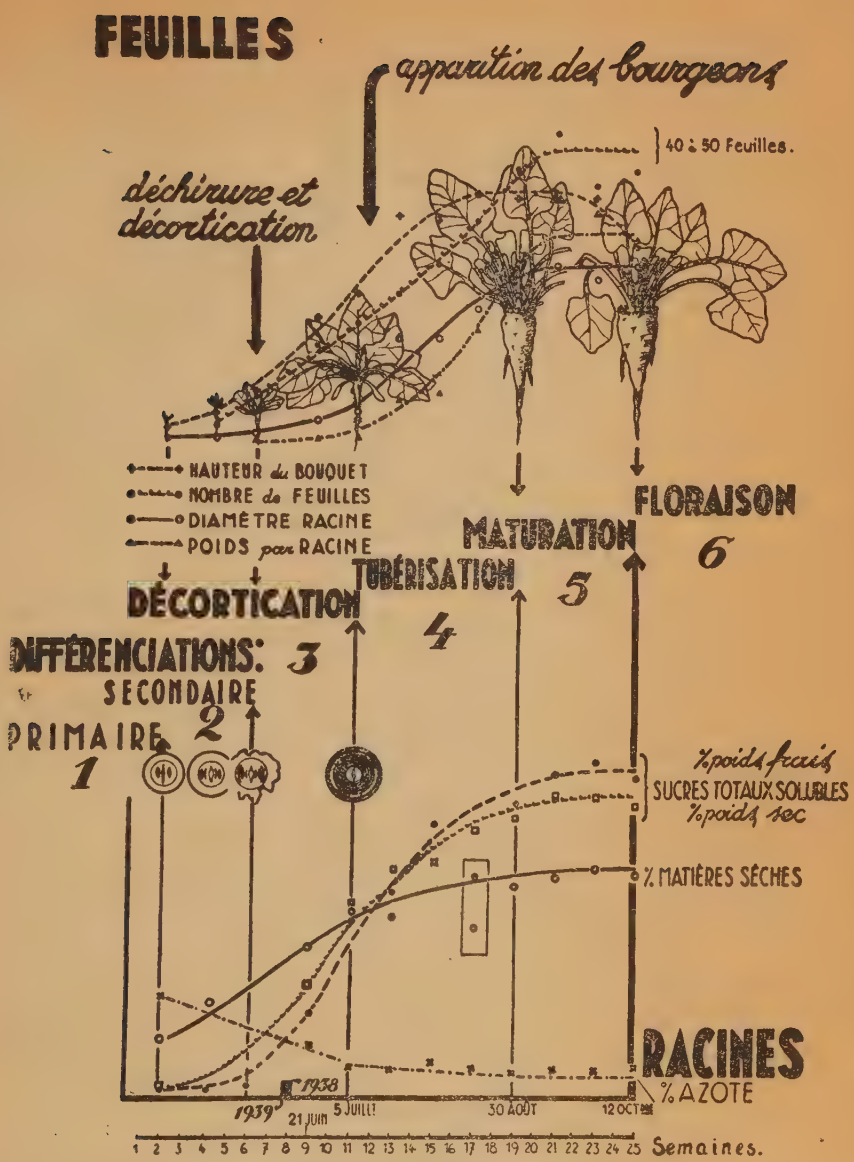


FIG. 40. — Tableau d'ensemble des observations et analyses faites sur les Betteraves de la variété Hilleshög du 6 juin 1938 au 12 octobre 1938 et au cours du printemps 1939.
En haut : observations et mensurations concernant les feuilles et les racines ;
Au milieu : schémas des structures anatomiques successives de la racine ;
En bas : analyses chimiques du contenu des racines en sucres totaux solubles en matières sèches et en Azote.

Tous les points obtenus sont marqués sans omission par rapport au temps avec des échelles d'ordonnées appropriées. Il en est de même pour les observations morphologiques et anatomiques.

La mise en paralèlle de ces divers résultats fait apparaître un certain nombre de phénomènes synchroniques qui permettent la délimitation de 5 étapes dans le cycle végétatif de cet organisme. Il conviendrait d'y ajouter une sixième, la floraison qui n'a pas été étudiée ici (Les 2 points encadrés, sucres % frais et matière sèche % frais du 17 août sont anormalement bas. Ils proviennent d'un accident climatique repéré).

CHAPITRE VI.

DISCUSSION.

Cette étude préliminaire sur le cycle biologique de la betterave sucrière devait avoir comme premier objectif de préciser l'existence réelle d'étapes caractéristiques dans la vie de cette plante. Il s'agissait ensuite de définir ces étapes et d'en donner le diagnostic.

Dans ces conditions, il était indispensable de poursuivre pendant toute la durée de la végétation, depuis la germination jusqu'à la récolte, trois séries d'observations simultanées, morphologique, anatomique et chimique. Ces observations devaient nécessairement porter sur un matériel minutieusement surveillé comparable pour chaque série au même moment.

C'est uniquement en respectant de telles précautions que le synchronisme de certains événements biologiques pouvait être mis en évidence et que des étapes physiologiques étaient susceptibles d'être aperçues.

L'évolution morphologique des feuilles et des racines ne prend de signification que si l'on sait ce qui s'est produit chimiquement.

De même les analyses chimiques n'ont de sens que si elles sont rapportées à certains états bien définis de l'organisme.

Au point de vue de la manière de procéder nous devons un mot d'explication sur la nécessité où nous nous sommes trouvés de limiter nos observations à un NOMBRE RESTREINT D'INDIVIDUS PARTICULIEREMENT CHOISIS COMME REPRESENTATIFS MOYENS D'UN NOMBRE CONSIDERABLE D'INDIVIDUS, EXAMINES CHACUN AVEC MINUTIE (ici 200 individus, voir introduction). L'optimum devrait être selon nous, d'analyser non pas des mélanges d'individus mais un seul individu, à la fois, pris dans des lots suffisamment abondants et standardisés.

Evidemment la betterave n'est pas une espèce dans laquelle la sélection a pu jusqu'à présent, fixer complètement les caractères variétaux et elle présente de nombreuses fluctuations individuelles. Mais l'étude organographique que nous avons réalisée ainsi que le souci de notre échantillonnage sur champ d'essais nous ont permis d'obtenir des courbes d'analyse portant sur très peu d'individus, courbes dont l'allure reste homogène et s'inscrit dans le cadre des phénomènes normaux biologiques.

Les moyennes d'analyses que d'ordinaire on obtient sur de larges plantations en réunissant un nombre considérable d'individus (parfois plus de cent) sont biologiquement difficiles à interpréter, car les individus ne sont pas spécialement choisis chaque fois pareils les uns aux autres (*). Elles effacent souvent la réalité de l'évolution des phénomènes biologiques au

(*) Attribuer une signification biologique à de tels résultats serait absolument illusoire... Toute proportion gardée, cela correspondrait à établir la constitution normale du sang humain en prélevant et en mélangeant le sang de 100 individus comprenant des hommes normaux et sains en même temps que des anormaux et des malades, des nains, des tuberculeux, diabétiques, urémiques, etc...

cours de la vie de la betterave. En effet cette évolution n'est pas très apparente dans les courbes des auteurs. La raison en est non seulement les trop larges moyennes sur des individus quelconques, mais aussi la limitation de l'examen des betteraves à une période de l'année où les premiers stades sont terminés et où les derniers peuvent rester plus ou moins masqués, par exemple, la maturation qui ne se produit pas synchroniquement dans tous les individus.

Néanmoins la méthode des moyennes appliquée avec certaines précaution quant au choix des individus peut, elle aussi, mettre en évidence comme nous l'avons fait, certaines étapes de croissance, qu'il s'agisse de mensuration, de taille, de teneur en sucres... etc. VAN GINNEKEN et ses collaborateurs (1931-1932-1933) (l. c.) ont publié des courbes du même type que les nôtres pour le poids du sucre. Voir aussi les résultats chiffrés de SPENGLER et WEIDENHAGEN (l. c.) (fig. 41).

Il n'entre donc pas dans nos intentions de condamner l'emploi des larges moyennes qui sont d'ailleurs nécessaires dans l'industrie agronomique. Mais dans les recherches biologiques ce procédé est peu recommandable puisqu'il a pour effet d'atténuer l'amplitude des faits biologiques qu'il est précisément de première importance de déceler, comme l'ont bien montré par exemple certains travaux sur la sexualité (TALLEY (1934) (1), BOUILLENNE et divers collaborateurs (1933) (2).

Le climat n'a influencé nos courbes qu'à l'endroit de certaines variations extrêmes ; elles se sont manifestées par des fluctuations que nous avons parallèlement retrouvées dans beaucoup de diagrammes, mais dans tous les cas, elles n'ont pas modifié l'allure générale des phénomènes et ne nous ont pas caché les différences qui caractérisent les âges physiologiques que nous avons définis. Certains auteurs attachent, à notre avis, une importance trop exclusive à l'influence des facteurs climatiques (GODART) (l. c.).

Les phénomènes de déchirure et de décortication qui se présentent normalement chez toutes les plantes au moment de l'apparition des tissus secondaires dans les racines et les hypocotyles prennent dans la betterave une ampleur considérable. Cela résulte évidemment de ce que la betterave est une plante tubérisée mais surtout à notre avis de ce que la sélection a précisément exaspéré le processus de tubérisation qui a été amené dans les variétés de betterave sucrière à se produire brusquement et intensément.

La déchirure intensifiée des tissus dans la betterave provoque de plus une augmentation des oxydations cellulaires, de la température, une consommation importante de sucres et de la transpiration, amenant, comme tous les phénomènes de « fièvre » une déficience de l'organisme. Celui-ci

(1) TALLEY. — (Plant physiology **9** : 731 ; 1934).

(2) BOUILLENNE R., BOUILLENNE M. et GHENNE L. — Etude comparative du métabolisme des carbohydrates chez les mâles et femelles de **Mercurialis perennis** L. (C. R. Soc. Biol. **114** : 489 ; 1933).

devient très sensible au climat, à l'attaque des bactéries, des parasites... etc. La betterave traverse, au moment de cette décortication et des phénomènes de cicatrisation qui s'en suivent, une étape de vie difficile qu'il serait à notre avis très utile de surveiller attentivement dans la pratique.

GESCHWIND et SELLIER, déjà en (1902) (l. c.) signalent combien cette période est délicate : c'est disent-ils, « le stade où le végétal réagit le moins vis-à-vis des diverses causes extérieures de destruction. Que les conditions de température et d'humidité ambiantes soient défectueuses, que par suite d'un état physique défavorable, la jeune racine ne puisse pénétrer facilement dans la couche arable, l'évolution des diverses formations anatomiques secondaires se trouve retardée ou même arrêtée ».

« Il en résulte que les divers phénomènes de nutrition, très actifs à ce stade, ne peuvent avoir lieu avec toute l'énergie désirable et que la jeune betterave languit, végète, et souvent même disparaît, sous l'action du développement de nombreux microorganismes, qui agissent à la faveur du manque de réaction de l'organisme malade ». (p. 238).

La tubérisation est l'étape la plus importante de la vie de la Betterave et la plus intéressante au point de vue sucrier. L'extension du volume de la racine est rapide et considérable.

Cette étape est franchie d'ordinaire aux mois de juillet et août, à une époque où la betterave ne fait pas encore l'objet d'observations et d'analyses suivies. Pourtant les diagrammes (fig. 24 et 40) mettent en évidence que c'est au cours de cette période que se réalise l'intense et rapide accumulation de sucre qui a débuté au stade précédent. C'est à la fin de cette étape que le niveau de la richesse saccharine est grosso modo atteint.

Deux phénomènes biologiques différents sont impliqués dans cette réalisation. D'une part la photosynthèse ; celle-ci se produit selon un régime qui est en rapport avec la qualité du bouquet foliaire de ce moment (feuilles des catégories A et B) ; avec les conditions de santé et d'âge de l'organisme et avec les facteurs du milieu extérieur ; d'autre part l'accumulation du sucre dans la racine ; celle-ci se réalise à mesure que les cambiums surnuméraires apparus précédemment créent les cellules parenchymateuses de réserves. Ces deux phénomènes devraient être étudiés de manière approfondie surtout pendant cette étape décisive de la vie de la betterave car selon nous, c'est pendant la tubérisation et non plus tard que se décide la valeur de la richesse saccharine.

Signalons qu'en 1938, la sécheresse et les maladies ont raccourci la durée, normalement un peu plus longue de l'étape de la tubérisation ; il en est résulté que la betterave a passé prématurément à son âge de maturation et même aussi, pour certaines variétés, à son âge de floraison.

La maturation est la phase qui prépare la sexualisation du méristème de la tige et la constitution de la hampe florale. Ces phénomènes peuvent se produire plus ou moins tôt selon les années et les variétés.

Nous avons défini cette période de la vie de la betterave par le terme maturation, en considérant que ce terme exprime exactement une prépa-

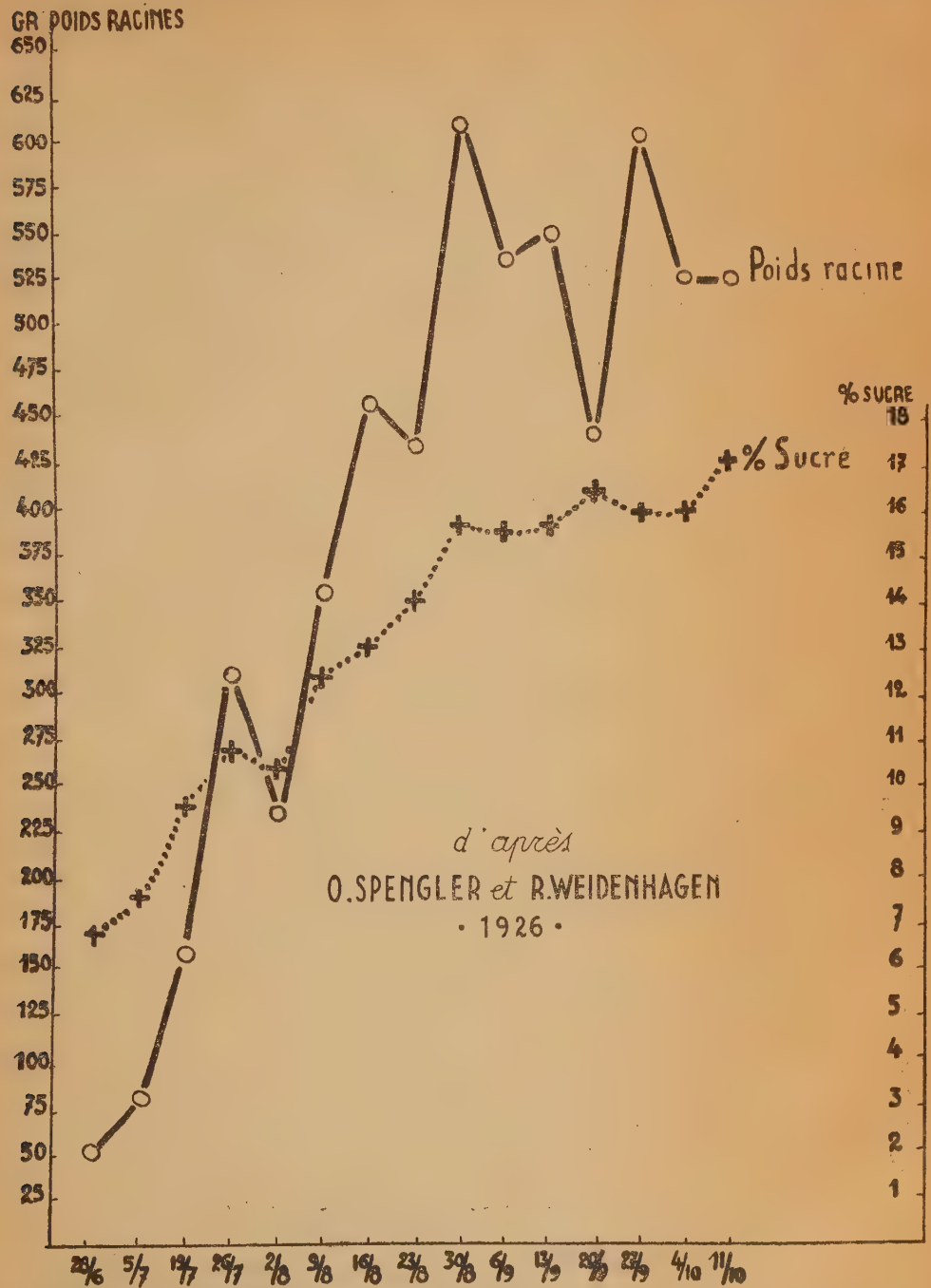


FIG. 41. — Diagramme du poids des racines de Betteraves et du % sucre publié par O. SPENGLER & R. WEIDENHAGEN montrant, malgré les oscillations dans les résultats (moyennes sur un grand nombre d'individus) l'existence de plateaux dans les deux courbes en fin de végétation.

ration à la maturité sexuelle et que, aussi, il est généralement utilisé en agriculture pour qualifier les betteraves sucrières à cette même époque qui précède la récolte.

Nous constatons que l'accomplissement de cette étape de maturation coïncide avec un fléchissement dans l'accumulation des sucres totaux solubles et un ralentissement dans l'augmentation du diamètre et du poids de la racine.

Nous trouvons intéressant de reproduire ici (fig. 41), d'après les données réunies par SPENGLER et WEIDENHAGEN (1926) (l. c.), les courbes d'évolution du poids de la racine et de la teneur en sucre. Ces données ont été établies sur une moyenne de 6 individus. L'allure des courbes est comparable à celle des nôtres (fig. 11 et 24) et elles accusent nettement l'apparition d'un plateau au début de septembre.

Cependant, peu d'auteurs semblent admettre l'existence de ce stade de maturation. Tous évidemment constatent que la betterave « mûrit » vers la fin de l'été, que l'accroissement de la racine diminue, mais beaucoup attribuent à des influences extérieures l'apparition de ces phénomènes. La plupart ne s'arrêtent guère à l'aspect physiologique du problème.

VAN GINNEKEN et DE HAAN (1933) (l. c.) au cours de leurs belles études sur la croissance de la betterave, insistent, il est vrai, sur la modification de l'allure des courbes à ce moment, mais ils s'abstiennent de toute interprétation physiologique.

En 1935, (l. c.) DEDEK, sur champ d'essais limité, constate qu'à partir du 1er octobre toutes les courbes changent de direction accusant un palier ou une descente de plus en plus accentuée. A notre avis, il s'agit de la maturation.

Au cours de leurs rapports annuels, DECOUX, VANDERWAEREN et ROLAND (l. c.) établissent les caractéristiques de la végétation de la betterave en Hesbaye, Brabant et Limbourg durant les mois d'août et de septembre c'est-à-dire à l'époque où doit généralement se produire le début de la maturation. Les courbes, publiées par ces auteurs, du poids moyen du bouquet foliaire et du sucre % racines s'infléchissent dans la plupart des cas. Par contre le poids moyen des racines ne manifeste pas l'apparition de ce palier d'une façon nette.

Il est vrai que des statistiques établies sur des moyennes de cultures éloignées l'une de l'autre réunissent des plantes qui ne sont pas toutes dans des états comparables au point de vue physiologique.

D'autres auteurs, GODART (l. c.), attribuent ce ralentissement uniquement à des influences extérieures. GODART s'appuie sur le fait que des betteraves semées à des dates différentes — 10 avril — 1 mai — 13 mai, évoluent parallèllement à partir de juillet.

D'une manière générale, il est regrettable que l'on attache une si minime importance aux facteurs internes et une attention extrême aux influences extérieures.

Evidemment une température basse ralentit les oxydations cellulaires et la photosynthèse, la maladie et les parasites troublent le chimisme des feuilles et l'accumulation du sucre dans les tubercules, mais les plantes suivent leur propre évolution physiologique. Celle-ci se produit dans des temps variables selon les circonstances. Par exemple les courbes de DEDEK (1937) (l. c.) s'infléchissent vers le 1er octobre tandis que les nôtres établies pendant une très mauvaise année betteravière, marquent l'apparition de la phase de maturation dès la fin août. Mais il est bien certain que si les facteurs extérieurs peuvent influencer grandement les dates d'apparition des âges, ceux-ci n'en sont pas moins conditionnés par des facteurs internes de l'évolution ontogénique. Ces facteurs internes d'ailleurs peuvent avoir été déclenchés précédemment par certaines conditions précises du milieu.

Car, il faut clairement distinguer et nous insistons sur ce point, parmi les éléments du milieu :

1) ceux qui sont indispensables aux activités physiologiques, photosynthèse, absorption d'eau et de sels minéraux etc., et qui sont actifs dans une mesure qui dépend à la fois du climat et de l'âge physiologique. On les a déjà nommés le « Nutrient Level » (Facteurs biotiques de LYSENKO) ;

2) ceux qui sont indispensables pour le déroulement des « *phases du développement* » et qui en déclenchent, dans les méristèmes, les ajustements biochimiques nécessaires (facteurs biologiques de LYSENKO).

CONCLUSIONS.

Deux variétés de Betteraves sucrières : HILLESHÖG, à petit bouquet foliaire et KLEIN WANZLEBEN N., à grand bouquet — provenant toutes deux d'un champ d'essais à Gossoncourt, près de Tirlemont (Belgique) ont été étudiées comparativement pendant toute la durée du cycle végétatif, depuis la germination jusqu'à la fin de la première année. Cette étude a été faite en deux fois de juin en octobre 1938 et de mars à juin 1939.

Le développement des individus des deux variétés a été soigneusement observé et suivi de 15 en 15 jours, en considérant à la fois les facteurs météorologiques et le déroulement des phénomènes biologiques internes.

Les observations ont porté, en même temps, sur les transformations organographiques que subissent les betteraves au cours de leur croissance, sur les modifications anatomiques des racines, sur l'évolution du contenu chimique des feuilles aussi bien que des racines. Les dosages ont concerné les sucres totaux, les sucres réducteurs, la matière sèche, l'azote total et l'azote protéinique, les cendres.

L'étude très attentive des formes, des dimensions, des poids successifs présentés par les plantes du champ d'essais nous ont permis de reconnaître les individus se trouvant au même stade de développement et de les utiliser de manière comparative pour les observations et les analyses.

Les analyses des tissus des individus soigneusement repérés ont montré une évolution du contenu chimique mettant bien en évidence que forme,

taille, poids et structure des organes sont en rapports étroits avec la physiologie de l'organisme entier.

Dans le but d'analyser objectivement ces coïncidences de l'évolution des formes, des structures et du contenu chimique au cours de la saison végétative et de les créditer de la valeur biologique qu'elles impliquent, il a fallu s'astreindre à prendre certaines précautions : d'abord opérer, à chaque moment considéré, un choix très minutieux du matériel à examiner et à analyser ; choix d'autant plus difficile et nécessaire que les variétés de Betteraves même sélectionnées sont sujettes à d'importantes variations individuelles.

Ensuite, une grande précision dans les analyses et l'utilisation de techniques de microdosages rigoureuses.

Ces deux nécessités résultent de l'obligation formelle, dans ce genre d'étude, de travailler chaque fois sur le plus petit nombre possible d'individus. Nous en avons expliqué plus haut les raisons sine qua non.

Cependant, il convient de préciser que chacun des chiffres ou observations exprime une valeur qui doit être considérée comme la moyenne de 200 individus examinés un à un par les caractères organographiques, la santé, la vigueur, la taille, l'âge physiologique.

En ce qui concerne la question des moyennes, nous avons constaté que notre triage systématique préalable du matériel sur 200 individus à chaque moment d'analyse donne une approximation remarquable et permet de détecter certaines étapes caractéristiques du développement de la betterave qui passent inaperçues dans les cas où les auteurs ont, comme d'ordinaire, obtenu leurs moyennes par l'analyse des extraits mélangés de nombreuses betteraves quelconques.

Les courbes établies par nos analyses périodiques des racines sont régulières et homogènes. Elles démontrent que la Betterave est un organisme dont le développement présente une croissance d'allure tout à fait classique dans les deux variétés étudiées. Ainsi la courbe de la teneur en sucres totaux solubles par rapport au poids sec y est très suggestive.

Quelques points aberrant ont pu être attribué à des accidents climatiques repérés.

L'*étude des feuilles* de Betterave sucrière nous a permis de distinguer dans les deux variétés un certain nombre de faits importants :

1°) Les feuilles formées successivement au cours de la période végétative augmentent régulièrement en nombre jusqu'au moment où les plus anciennes (extérieures) disparaissent à la périphérie dans le même temps que de nouvelles se développent au centre. Il en résulte une stabilisation dans le nombre de feuilles du bouquet foliaire comprises entre 40 et 50 feuilles pour les deux variétés.

2°) Cette stabilisation coïncide avec le moment où le diamètre et le poids de la Betterave cessent, pourrait-on dire, d'augmenter et où la teneur en sucre et en matière sèche atteignent leur plateau maximum.

3°) Les feuilles diffèrent les unes des autres quant à la taille et à la forme. La surface du limbe, la hauteur et la largeur du pétiole interviennent et aussi l'évolution du contenu, en matière sèche, en azote et à certains égards en sucres totaux solubles.

4°) Nous avons distingué sur une même Betterave (dans les deux variétés) trois catégories de feuilles.

5°) Ces trois catégories de feuilles sont formées à trois moments différents de la vie (Fig. 33).

Catégorie A : feuilles (15 à 20) formées par la plante jeune, refoulées ensuite à la périphérie, caractérisées par une grande surface foliaire et un grand poids.

Catégorie B : feuilles (15 à 20) formées au centre par le méristème de la tige de Betterave en pleine croissance, refoulées également vers la périphérie, caractérisées par une grande hauteur des pétioles mais une surface foliaire et un poids moins considérables qu'en A.

Catégorie C : feuilles (environ 20) formées par la Betterave adulte, se présentent dans le bourgeon central. Lorsqu'elles ont atteint leur taille normale, elles sont caractérisées par une taille réduite.

6°) La Betterave porte donc trois bouquets foliaires successifs correspondant à des étapes particulières de la vie de l'organisme et fonctionnant dans des conditions climatiques différentes. Ils sont de forme, de taille et probablement de propriétés physiologiques différentes.

Ce point est important et sera étudié ultérieurement dans le cadre des phénomènes de photosynthèse des sucres.

L'*étude des racines* de Betterave sucrière met en lumière les points suivants :

7°) Le diamètre et le poids du pivot (racine, hypocotyle, tige) présentent des courbes en S du type des courbes de croissance. Le diamètre et le poids augmentent d'abord lentement puis de manière très considérable après que la Betterave a eu 16 feuilles environ et que la structure tertiaire de la racine a été constituée. Leurs valeurs se stabilisent à un maximum dès que le nombre des feuilles s'est lui-même stabilisé autour de 40 à 50 feuilles.

8°) La relativement faible augmentation du diamètre et du poids au début de la croissance coïncide avec la constitution des structures anatomiques fondamentales, primaires, secondaires et tertiaires.

9°) Cependant que, durant cette période, on enregistre un assez fort enrichissement de la racine en matière sèche et en sucres ; cet enrichissement n'apparaît guère dans les pesées par suite d'une perte synchronique dans les teneurs en eau et en azote.

10°) Les pertes en eau et en azote s'arrêtent à peu près complètement lorsque les Betteraves ont environ 16 feuilles.

11°) A partir de ce stade, l'accroissement brusque et énorme du poids de la racine est dû presque exclusivement à l'accumulation de sucres.

12°) L'accumulation des sucres dans les parenchymes ligneux et libériens formés par les anneaux surnuméraires de cambium se fait avec un régime rapide dès que la betterave porte 5-6 feuilles. Elle a lieu pendant la formation et le fonctionnement des feuilles à large limbe de la catégorie A (jusqu'à 16 feuilles environ).

La rapide augmentation des sucres au cours de cette période est très importante à considérer au point de vue du résultat final de la richesse saccharine. Elle ne se ralentit pas dans la période suivante.

13°) La période suivante que nous avons nommée tubérisation est caractérisée par un accroissement brusque du poids de la racine. Cet accroissement est dû presque exclusivement à l'accumulation des sucres.

L'étape biologique de la tubérisation apparaît comme essentiellement déterminante du niveau atteint par la richesse en sucre des racines. Elle correspond aux activités des feuilles de la catégorie A et à celles des feuilles de la catégorie B qui se forment pendant cette période. La betterave porte au cours de cette étape un nombre progressif de feuilles allant de 16 à 40-50.

Il n'y a pas d'indication que l'étape suivante soit aussi active à ce sujet. Il en est de même pour les feuilles de la catégorie C.

14°) Il y a, dans les deux variétés, un ralentissement de l'accumulation de sucres coïncidant avec le ralentissement de l'augmentation du diamètre et du poids des racines et aussi avec l'établissement d'un nombre constant de feuilles. C'est-à-dire, en somme avec le remplacement progressif des feuilles de la catégorie A par les feuilles de la catégorie C.

C'est la période que nous avons appelée maturation.

15°) L'ensemble des phénomènes de maturation s'est manifesté prématurément en 1938, dès le début de septembre. Généralement il se présente plus tard. Cette année fut, comme on l'a constaté de toute part en Belgique, une année exceptionnelle au point de vue de l'arrêt de l'accumulation du sucre.

16°) Nous attachons une grande importance à deux événements biologiques qui se produisent au début de la vie des deux variétés de betteraves et qui ont une répercussion incontestable sur leur état de santé et par conséquent sur leur activité photosynthétique ultérieure.

a) *La décortication*. Bien que phénomène normal, la décortication est, dans la betterave, dangereusement amplifiée par la rapidité et l'intensité du début de la tubérisation. Elle produit de larges déchirures sur hypocotyles et racines qui s'infectent, par exemple du Pied Noir. Les betteraves sont particulièrement vulnérables et un grand nombre meurent. Celles qui résistent ont cependant été ralenties dans leur évolution, pendant un temps

plus ou moins long, précisément aux périodes importantes pour la saccharogénèse, ce qui nuit à leur richesse saccharine en fin de végétation.

b) *Le réveil abondant des bourgeons axillaires* des feuilles de la betterave. Nous avons démontré que ce phénomène se produit généralement pendant la période d'élargissement maximum du pivot quand les betteraves ont environ 16 feuilles et qu'il provient de la déchirure du méristème de la tige. Cette déchirure, provoquée par l'exagération de la tubérisation des tissus, déclanche la croissance des bourgeons et la multiplication des feuilles dans les bouquets foliaires ; parfois aussi par la séparation du méristème principal blessé en deux ou trois nouveaux méristèmes.

Il se constitue alors plusieurs bouquets foliaires réduits et, au moment de la montée en graines, plusieurs hampes florales.

L'édification de ces nouveaux tissus se réalise aux dépens des sucres déjà mis en réserve dans les tubercules. Il n'est pas certain que cette considérable multiplication du système foliaire et des hampes florales soit en final un bénéfice pour la plante et la saccharogénèse ; il conviendrait donc dans la sélection d'éviter les individus présentant ces inconvénients.

17°) D'une manière générale, les racines des deux variétés se sont comportées parallèlement en ce qui concerne la vitesse de croissance, l'augmentation de poids, le pourcentage en sucres, en azote total et protéinique, en matière sèche, en humidité ; mais elles ont différé dans leur pourcentage en cendres.

Pour les feuilles la hauteur et le poids des bouquets foliaires marquent évidemment des différences sensibles tandis que les deux variétés sont pareilles pour l'azote, la teneur en eau, la matière sèche, etc. Cependant elles ont montré, par certaines caractéristiques morphologiques, des particularités variétales intéressantes. De plus elles sont atteintes par les fluctuations climatiques extrêmes (forte humidité, grande sécheresse) à des degrés divers.

18°) Les nombreuses analyses réalisées sur les racines et les feuilles ainsi que les observations et mesures sur l'évolution des individus des deux variétés au cours de leur végétation de première année nous ont amené à distinguer et définir un certain nombre de périodes caractéristiques, repérables aisément, dont l'ensemble constitue le cycle biologique de la Betterave.

Ces étapes sont les mêmes pour les deux variétés.

La délimitation de ces étapes n'est pas arbitraire ; elle s'impose objectivement par les séries de coïncidences que nous avons signalées entre structures, organographie des racines et des feuilles, évolution chimique de ces organes ; elles correspondent à une réalité, celle des âges physiologiques subis par tous les organismes vivants.

Nous les avons décrits dans le Chapitre V et schématisés dans la Figure 40. Ce sont :

1) Différentiation primaire.
2) Différentiation secondaire.
3) Décortication.
4) Tubérisation.
5) Maturation.

Nous considérons la mise en évidence et la définition de l'ensemble de ces cinq périodes physiologiques de la betterave comme la partie la plus importante de notre travail. La floraison 6) sera étudiée ultérieurement.

La diagnose aisée de ces étapes permettra dorénavant de rattacher les données des analyses non plus à des notions d'âges chronologiques marquées par des dates, mais à des critères biologiques précis comparables d'une année à l'autre. Nous espérons qu'elle donnera aux études si importantes de la saccharogénèse une base physiologique indispensable.

(Laboratoire de Physiologie végétale

Institut Botanique de l'Université de Liége).

RÉSUMÉ. — Etapes morphologiques et chimiques dans le cycle végétatif de la Betterave sucrière.

par R. BOUILLENNE, P. G. KRONACHER et J. DE ROUBAIX.

Deux variétés ont été suivies pendant la durée du cycle végétatif, soit depuis la germination jusqu'à la fin de la première année de végétation. Cette étude a été faite en deux fois de juin à octobre 1938 et de mars à juin 1939.

Le développement des individus des deux variétés a été soigneusement contrôlé de 15 en 15 jours, en considérant les facteurs météorologiques et en effectuant des observations de trois ordres : morphologique, anatomique et chimique, cela à la fois sur les feuilles et les racines.

Les nombreuses déterminations faites ont conduit à préciser un certain nombre de périodes caractéristiques facilement repérables, correspondant à des âges physiologiques particuliers et qu'il est permis de définir comme suit :

1) Différentiation primaire.
2) Différentiation secondaire.
3) Décortication.
4) Tubérisation.
5) Maturation.

Ces cinq périodes constituant le cycle végétatif de la betterave au cours de sa première année de végétation, se sont présentées de la même manière pour les deux variétés étudiées.

Au début de la vie de cet organisme, deux événements biologiques normaux prennent une ampleur particulièrement dangereuse étant donné leur répercussion éventuelle sur la croissance ultérieure.

1) La décortication de la racine et les déchirures produites dans l'hypocotyle par suite de la tubérisation très brusque de la racine.

2) Le réveil abondant des bourgeons axillaires des feuilles, provoqué comme les auteurs l'ont démontré, par l'altération du méristème de la tige, altération dûe également, le plus souvent à un début de tubérisation trop rapide.

Une étude comparative de toutes les feuilles du bouquet foliaire dans les deux variétés a été faite : nombre et hauteur des feuilles, hauteur, largeur et surface des limbes, hauteur des pétioles, poids des feuilles, teneurs en sucres totaux solubles et sucres réducteurs, en azote total, poids de la matière sèche.

Ces données, mises en rapport avec l'ordre de succession des feuilles sur le pivot ont amené les auteurs à différencier, dans les deux variétés parallèlement trois catégories de feuilles, formées à trois moments de la vie de la Betterave et constituant trois bouquets foliaires successifs différents l'un de l'autre.

Les résultats d'ensemble sont synthétisés dans les Fig. 33 et 40.

SAMENVATTING. — Morphologische en chemische staden bij den groei der Suikerbeet.

door R. BOUILLENNE, P. G. KRONACHER en J. DE ROUBAIX.

Twee soorten werden gevolgd tijdens den duur van den groeicyclus, hetzij vanaf het kiemen tot het einde van het eerste vegetatiejaar. Deze studie werd in twee maal gedaan, van Juni tot October 1938 en van Maart tot Juni 1939.

De ontwikkeling van de individuën der twee rassen werd zorgvuldig om de veertien dagen nagegaan rekening houdend met de meteorologische factors en door drievoudige waarnemingen : morphologische, anatomische en chemische, dit op de bladeren en op de wortels.

Deze talrijke bepalingen leidden tot het nauwkeurig omschrijven van een zeker aantal gemakkelijk vast te stellen kenmerkende perioden overeenstemmend met particuliere physiologische ouderdommen die kunnen bepaald worden als volgt :

1) Primaire differentiëering.
2) Secundaire differentiëering.
3) Decorticatie.
4) Tuberisatie.
5) Rijping.

Deze vijf perioden die den vegetatiecyclus der Beet in den loop van het eerste groeijaar daarstellen deden zich op dezelfde wijze voor de twee onderzochte rassen voor.

Bij het begin van den groei dezer plant zijn twee normale biologische gebeurtenissen van bijzonder gevaarlijk belang tengevolge van hun gebeurlijken weerslag op den verderen groei.

1) De decorticatie van den wortel en de in het hypocotyle voortgebrachte scheuren door de plotselinge tuberisatie.

2) Het overvloedig ontwaken der axillaire bladknoppen veroorzaakt zooals stellers bewezen, door de alteratie van het stengelmeristeem, alteratie die insgelijks meest te wijten is aan een begin van te snelle tuberisatie.

Een vergelijkende studie van al de bladeren van het bladgestel bij de twee rassen werd ondernomen : getal en hoogte der bladeren, hoogte, breedte en oppervlakte der bladschijven, hoogte der bladstelen, bladgewicht, gehalte aan totale oplosbare suikers en reductsuikers, totaal gewicht aan droge stof.

Deze gegevens in verband gesteld met de opvolgingsorde der bladeren op de spil leidden de onderzoekers er toe in de twee rassen gelijkloopend drie categoriëen bladeren te differentiëeren, op drie momenten van het leven der Beet gevormd en die opeenvolgende van elkaar verschillende bladkroonen vertegenwoordigen.

De algemeene resultaten zijn samengevat in fig. 33 en 40.

ZUSAMMENFASSUNG. — Morphologische und chemische Stadien im Entwickelungsvorgang der Zuckerrübe.

von R. BOUILLENNE, P. G. KRONACHER und J. DE ROUBAIX.

Zwei Sorten wurden während der Dauer ihres Entwickelungsvorgangs nämlich von der Keimung an bis zum Ende des ersten Vegetationsjahres verfolgt. Dieses Studium verbreitete sich über zwei Perioden und zwar von Juni bis Oktober 1938 und von März bis Juni 1939.

Die Entwickelung der einzelnen Pflanzen der beiden Sorten wurde sorgfältig unter Berücksichtigung der meteorologischen Faktoren und unter Anstellen von morphologischen, anatomischen und chemischen Untersuchungen, und dies gleichzeitig was die Blätter und die Wurzeln betrifft, alle 14 Tage geprüft.

Die zahlreichen Bestimmungen die durchgeführt wurden hatten zur Folge dass man eine Anzahl leicht nachweisbarer kennzeichnender Perioden feststellte die besonderen physiologischen Aeltern entsprechen und die man wie untenstehend bezeichnen kann :

1. Primäre Unterscheidung.
2. Sekundäre Unterscheidung.
3. Entrindung.
4. Knollenbildung.
5. Reifung.

Diese fünf Perioden die den Entwickelungsvorgang der Rübe im ersten Vegetationsjahre darstellen äussersten sich gleicherweise für die untersuchten beiden Sorten.

Beim Anfang des Lebens der Rübe, nehmen zwei normale biologische Ereignisse infolge ihres eventuellen Einflusses auf das weitere Wachstum der Pflanze eine besonders gefährliche Wichtigkeit an :

1. Die Entrindung der Wurzel und das durch die sehr plötzliche Verknollung der Wurzel herbeigeführte Zerreissen des Hypokotils.

2. Das reichliche Erwachen der Achselknospen der Blätter die, wie die Verfasser es gezeigt haben durch die Veränderung des Meristemes des Stengels herbeigeführt wird was in den meisten Fällen in einer zu schnell anfangenden Verknollung seine Ursache auch findet.

Ein vergleichendes Studium aller Blätter des Blattwerks der beiden Sorten wurde ausgeführt : Anzahl und Höhe der Blätter, Höhe, Breite und Oberfläche der Blattspreiten, Höhe der Blattstiele, Gewicht der Blätter, Gehalt an löslichen Gesamtzuckern, an Invertzuckern und an Gesamtstickstoff, Gewicht der Trockensubstanz.

Diese Daten in Verbindung mit der Reihenfolge der Blätter auf der Wurzel veranlassten die Verfasser dazu drei Arten Blätter in beiden Sorten gleichlaufend zu unterscheiden, die in drei verschiedenen Zeitpunkten des Lebens der Rübe zum Vorschein kamen und die drei einander verschieden und einander folgende Blattkronen bilden.

Die Gesamtergebnisse sind in den Abbildungen 33 und 40 zusammengestellt.

SUMMARY. — Morphological and Chemical Stages in the vegetative cycle of the Sugar-Beet.

by R. BOUILLENNE, P. G. KRONACHER and J. DE ROUBAIX.

Two varieties have been examined during their vegetative cycle, that is, from germination to the end of the first year of growth. This study was carried out in two parts, from June to October 1938, and from March to June 1939.

The individual development of the two varieties was carefully checked every fortnight, by taking the meteorological factors into consideration, and by making, on both leaves and roots, observations under three heads : morphological, anatomical and chemical.

As a result of these many determinations, it has been possible to establish a certain number of characteristic and easily distinguishable periods, corresponding to different physiological stages, and which can be defined as follows.

1) Primary differentiation.
2) Secondary differentiation.
3) Decortication.
4) Tuberization.
5) Ripening.

These five stages composing the vegetative cycle of the Beet during its first year of growth, have appeared in a similar way in the two varieties studied.

At the begining of the life of this organism, two normal biological events assume a special importance, owing to their possible prejudicial effect on the subsequent growth of the plant.

a) The decortication of the root and the rents produced in the hypocotyl, after the very sudden tuberization of the root.

b) The generous sprouting of axillary leaf-buds produced, as the Authors have shown, by the alteration of the stalk-meristem. This alteration is most frequently caused by the tuberization beginning too quickly.

A comparative study of all the leaves of the top in the two varieties was carried out : — number and length of the leaves — length, width and surface of the leaf-blades — length of the leaf-stalks — weight of the leaves — total soluble sugar content and invert sugar content — total nitrogen content, and weight of the dry matter.

These facts, examined in connection with the consecutive development of the leaves on the tap-root have induced the Authors, through simultaneous and identical experiments, to distinguish in the two varieties, three kinds of leaves, formed at three stages in the life of the Beet, and constituting three successif tops, each differing from the other.

The whole results are summed up in fig. 33 and 40.

AVIS

1. — Tous les articles, chroniques, bibliographies, paraissant dans les « Publications de l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave » ne peuvent être reproduits sans en citer l'auteur et l'origine conformément à la loi.

2. — La plupart des résultats des champs d'essais publiés par l'Institut, sont présentés avec la rubrique « Chiffres théoriques ». Cela signifie, qu'en pratique, ces résultats doivent être diminués de 20 %, attendu qu'ils ont été calculés pour les conditions suivantes ; plantation régulière, sans vides, arrachage complet des souches, décolletage parfait. Les différents résultats des champs d'essais sont affectés d'une erreur probable désignée par e, calculée par la méthode de Pfeiffer.

3. — Les résumés d'articles, paraissant dans la documentation, ont été faits, sans que nous relevions les erreurs éventuelles ou les manques de concordance possibles avec nos propres travaux.

SOCIÉTÉ BELGE DE L'AZOTE ET DES PRODUITS CHIMIQUES DU MARLY

Société anonyme au capital de 211.050.000 francs
à Renory-Ougrée (Belgique)

Engrais chimiques synthétiques.

Nitrate d'ammoniaque	: 10,25 % d'azote nitrique - 10,25 % d'azote ammoniacal.
Nitrate de soude	: 15,5 % d'azote nitrique.
Nitrate de chaux	: 14,75 % d'azote nitrique - 0,75 % d'azote ammoniacal - 28 % environ de chaux assimilable.
Nitrate de potasse	: 13 % d'azote nitrique - 44 % de potasse soluble d'eau.
Calciammon (chlorhydrate d'ammoniaque)	: 20 % d'azote ammoniacal.
Cyanamide calcique	: fabriquée par la Société Belge d'Electrochimie à Langerbrugge - 17 et 20,5 % d'azote.
Sulfate d'ammoniaque	: 20 % d'azote ammoniacal.

Engrais composés divers pour la grande culture.

Engrais complet pour jardins : 15-20-26 - granulé - entièrement soluble eau - exempt de chlore.

Produits pour la protection des végétaux contre les maladies et les insectes nuisibles.

Formactine	: insecticide-fongicide d'hiver pour la désinfection des arbres fruitiers.
Cupractine	: produit anticryptogamique, à base de cuivre, combattant la tavelure, la moniliose, le phytophtora de la pomme de terre, le mildiou de la vigne, etc.
Soufractine	: à base de soufre colloïdal, efficace contre les parasites épiphytes et acariens.
Arsactine	: insecticide, à base d'arséniate de plomb, utilisé dans la lutte contre les insectes rongeurs.
Pyractine	: insecticide liquide, à base de nicotine, contre les insectes piqueurs.
Nitrosénine	: produit pour la destruction des senés, notamment dans les avoines et le lin.
Trioxine	: pour la conservation des pommes de terre.
Produits Chimiques	: Industriels : minéraux et organiques. Pharmaceutiques.

Renseignements sans engagement aux Services Commerciaux de la SOCIÉTÉ BELGE DE L'AZOTE ET DES PRODUITS CHIMIQUES DU MARLY
à Renory-Ougrée (Belgique)